Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung
der Technischen Universität Berlin
und dem Genetischen Institut der Freien Universität Berlin

Histologische und cytologische Untersuchungen der Entwicklungsvorgänge nach der Bestäubung von Gerste mit Roggen

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR
ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER FREIEN UNIVERSITÄT BERLIN

VORGELEGT VON

WERNER ODENBACH

AUS BERLIN-CHARLOTTENBURG

1964

Druck von A. W. Hayn's Erben, Berlin 36

1965

1. Referent: Prof. Dr. H. Lüers

2. Referent: Prof. Dr. W. Hoffmann

Tag der mündlichen Prüfung: 22. Juli 1964

Tag der Promotion: 16. Juni 1965

Veröffentlicht in »Zeitschrift für Pflanzenzüchtung« Band 53, Heft 1 (1965), S. 1—52
Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK LEIDEN

Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung
der Technischen Universität Berlin
und dem Institut für Genetik der Freien Universität Berlin

Histologische und cytologische Untersuchungen der Entwicklungsvorgänge nach der Bestäubung von Gerste mit Roggen[1])

Von

W. Odenbach

Mit 32 Abbildungen

Inhalt: A. Einleitung. — B. Material und Methoden. — C. Beobachtungen und Ergebnisse. I. Der Bau der unbefruchteten Gerstensamenanlage; II. Die Entwicklung der normalen Gerstenkaryopse; III. Die Entwicklung der Bastardkaryopse; IV. Zytologische Beobachtungen an Antipoden- und Endospermkernen; V. Der Einfluß verschiedener Behandlungsmethoden auf die Entwicklung der Bastardsamen; VI. Der Samenansatz nach Gerste × Roggen-Kreuzungen; VII. Die frühe Samenentwicklung in Kreuzungen zwischen tetraploidem Weizen und tetraploidem Roggen. — D. Diskussion. I. Die Beziehungen zwischen den einzelnen Geweben der sich entwickelnden Bastardkaryopse; II. Ernährungsstörungen als Ursache der Samendegeneration; III. Die Rolle von Mitosis und Endomitosis bei der Differenzierung des Antipodengewebes und der Entwicklung des Bastardendosperms; IV. Die genetischen Ursachen der Entwicklungsstörungen; V. Möglichkeiten zur Überwindung der Kreuzungsbarriere. — Zusammenfassung. — Summary. — Literaturverzeichnis.

A. EINLEITUNG

Von jeher kreuzten Naturwissenschaftler taxonomisch entferntstehende Formen, um, je nach der Problemstellung ihrer Zeit, den verschiedensten Fragen nachzugehen. Schon um die Mitte des 18. Jahrhunderts war das Dogma von der Konstanz der Art erschüttert, insbesondere auch durch Beobachtungen Linnés an einer *Linaria* mit radiären Blüten (zitiert nach Stubbe 1963). Daran anknüpfend interessierte vor allem die Frage: Wie ist die Mannigfaltigkeit der lebenden Organismen entstanden? Ihrer Lösung versuchte man durch Art- und Gattungskreuzungen näher zu kommen. Als erster erzielte wohl Kölreuter (1761 bis 1766) einen entscheidenden Erfolg; denn es gelang ihm, einen allerdings sterilen Bastard zwischen *Nicotiana rustica* und *Nicotiana paniculata* herzustellen und diesen durch wiederholte Rückkreuzungen mit der väterlichen Art wieder in die eine Ausgangsform zu überführen. Darin sah er den wesentlichen Schritt der experimentellen Artumwandlung (zitiert nach Stubbe 1963).

[1]) Dissertation Freie Universität Berlin, Berlin 1964.

Inzwischen wissen wir, daß durch Artkreuzung mit nachfolgender Polyploidisierung tatsächlich ganz neue fertile und konstante Arten entstehen können und daß alte, in der Natur vorkommende Arten auf diesem Wege entstanden sind. Es gelang auch, einige solcher Formen aus den Ursprungsarten zu resynthetisieren: dazu gehören u.a. *Galeopsis tetrahit* (MÜNTZING 1930), *Brassica napus* (U 1934) und *Triticum aestivum* (KIHARA und LILIENFELD 1948). Als völlig neue synthetische Arten kennen wir *Raphanobrassica* (KARPECHENKO 1928) und *Triticale*, dessen eine Form, *Triticale* Rimpau, sich seit dem Ende des vorigen Jahrhunderts konstant erhalten hat.

In der modernen Pflanzenzüchtung werden Artkreuzungen dazu benutzt, um bestimmte Anlagen, wie z.B. Resistenz gegen extreme Klimabedingungen oder parasitäre Krankheiten, aus Wildformen in Kultursorten zu überführen (MCFADDEN 1930, HOFFMANN und KUCKUCK 1938, RUDORF und WIENHUES 1951, KNOTT 1963, WIENHUES 1963), aber auch, um neue Formen mit einer größeren Variationsbreite zu bekommen, aus denen dann brauchbare Typen ausgelesen werden können.

Leider stehen diesem Unterfangen häufig recht große Schwierigkeiten entgegen, weil sich viele Arten nicht miteinander kreuzen lassen. Dabei sind Isolationsmechanismen sehr unterschiedlicher Ausprägung wirksam, deren Folgen von völliger Fertilität der F_1-Bastarde bis zu absoluter Nichtkreuzbarkeit reichen. Oft wachsen die Pollenschläuche im fremden Griffel ganz normal, und es wird sogar eine Bastardzygote gebildet. Dann erst kommt es zu Störungen, die entweder schon in den ersten Teilungen der Zygote oder erst in der späteren embryonalen oder sogar postembryonalen Entwicklung einsetzen können (DOBZHANSKY 1939).

Es fehlte daher nicht an Versuchen, diese Barrieren zu überwinden. PISSAREV und VINOGRADOVA (1944) sowie HALL (1954) konnten die Kreuzbarkeit zwischen Weizen und Roggen erhöhen, wenn sie für die Bastardierung Elternpflanzen benutzten, die aus Embryonen aufwuchsen, die vor der Aussaat auf das reziproke Endosperm gepfropft worden waren. Nachuntersuchungen an anderen Stämmen konnten jedoch keine positive Wirkung der Embryotransplantationen feststellen (DERENNE 1960, ROMMEL 1960, KROLOW 1964).

Kreuzungen zwischen *Hordeum vulgare* und *Secale cereale* sind von Interesse, da hieraus recht vielfältige und vielleicht auch züchterisch wertvolle Neukombinationen erwartet werden können. Bisher entstanden jedoch nur einzelne lebensfähige Hybriden aus Kreuzungen zwischen *Hordeum jubatum* (BRINK, COOPER und AUSHERMAN 1944, WAGENAAR 1959) bzw. *Hordeum depressum* (MORRISON, HANNAH, LOISELLE und SYMKO 1959) und *Secale cereale*, und dies auch nur, wenn die jungen Embryonen isoliert und in einer Embryokultur aufgezogen wurden. Ein lebensfähiger Bastard zwischen Gerste und Roggen ist bisher nicht entstanden, obwohl mehrfach versucht wurde, die beiden Arten miteinander zu kombinieren. Es wäre daher wünschenswert, nähere Aufklärung über die hier wirksamen Isolationsmechanismen zu gewinnen.

Seit den Untersuchungen BRINKS und COOPERS (1944), sowie THOMPSONS und JOHNSTONS (1945) ist bekannt, daß nach der Bestäubung von Gerstenblüten mit Roggenpollen eine Befruchtung stattfindet und daß die Proembryoentwicklung einsetzt; diese bricht jedoch nach einer gewissen Zeit ab, da die

gesamte Samenanlage kollabiert und damit auch der Embryo abgetötet wird.

Die Ursachen des Zusammenbrechens der Bastardsamenentwicklung sind nicht genau bekannt. Brink und Cooper (1944) und Cooper und Brink (1944) nehmen eine physiologische Fehlleistung der Antipodenzellen in jungen Hybridsamen an, die eine Fehlernährung des Bastardendosperms bewirkt; infolgedessen soll das Endosperm und sekundär der Proembryo verhungern. Diese Auffassung ist nicht unwidersprochen geblieben, vielmehr vertreten Thompson und Johnston (1945) die Ansicht, daß die genetische Struktur der im Hybridendosperm vereinigten Genome zu Unverträglichkeiten führt, die dessen Fehlentwicklung bedingen.

In der vorliegenden Arbeit soll die frühe Samenentwicklung nach der Kreuzung von Gerste mit Roggen nochmals eingehend untersucht werden, da sich widersprechende Angaben besonders über das Verhalten der Antipodenzellen vorliegen. Es scheint auch notwendig zu sein, die zytologischen Verhältnisse im Hybridendosperm näher zu analysieren, da das abnorme Verhalten der Endospermkerne die auffälligste Erscheinung während der Samenentwicklung nach der artfremden Bestäubung ist und über die Besonderheiten dieser Kerne wie auch der Antipodenkerne nur wenig bekannt ist. Weiterhin soll nachgeprüft werden, ob durch die Verwendung gepfropfter Eltern eine bessere Samenausbildung zu erreichen ist, sowie ob nach Nährlösungs- und Wuchsstoffbehandlungen größere und weiter differenzierte Hybridembryonen zu erlangen sind, die erst eine erfolgreiche Anwendung der Embryokulturmethode ermöglichen würden.

B. MATERIAL UND METHODEN

Für die Untersuchung der Samenentwicklung nach der Kreuzung von *Hordeum vulgare* L. convar. *distichon* Alef. s.l. mit *Secale cereale* L. wurden diploide und autotetraploide Formen der beiden Getreidearten untereinander gekreuzt. Die Gerste diente hierbei stets als Mutter, da in der reziproken Kreuzung keine Befruchtung erfolgt (Thompson und Johnston 1945).

In der Regel werden diploide oder tetraploide Pflanzen der erectoides-Mutante a^{23} der Sommergerstensorte Bonus für die Kreuzungen benutzt. Da zu Beginn der Untersuchungen nur wenig 4x ert-a^{23}-Saatgut vorhanden war, verwendeten wir auch andere autotetraploide Sommergerstenformen (4x Kenia, 4x Opal B, 4x Balder) als Mutter. Als Pollenspender diente ein Sommerroggen, der aus der Kreuzung einer südschwedischen Landsorte (Odin) mit Petkuser Sommerroggen ausgelesen worden war (2x = Nr. 0201, 4x = Fourex). In geringem Umfang wurde auch mit Primitivformen von *Secale cereale* gekreuzt. Zur Pollengewinnung stellten wir Roggenähren, die sich im Stadium kurz vor dem Hervorschieben der Antheren befanden, in Wasser über Nacht in einen Lichtschrank bei + 30 °C. Der ausgefallene Pollen wurde eingesammelt und für die Bestäubungen am Vormittag benutzt.

Die Pfropfungen erfolgten nicht nach der von Pissarev und Vinogradova (1944) vorgeschlagenen Methode, da mit den von reifen Körnern abgeschnittenen Embryonen stets Endospermreste übertragen werden (Krolow 1964). Von eingequollenen Samen (12 Stunden bei + 3 °C) lassen sich dagegen die Embryonen, ohne daß Endospermreste anhaften, leicht abheben, wenn vorher die Karyopsenwand rund um das Scutellum angeritzt wurde. Die bei niedriger Temperatur eingequollenen Samen zeigten nach 12 Stunden keine äußeren Anzeichen beginnender Keimung. Vor dem Präparieren wurden die Samen mit 0,1%iger Abavitlösung gebeizt. Der mit einer Lanzettnadel abgelöste Embryo wurde auf den Mehlkörper des zukünftigen Kreuzungspartners mit Mehlkleister der Endospermspendersorte aufgeklebt. Die Pfropfsamen trockneten etwa einen Tag und wurden danach in Pikierkisten in einem bei 150 °C sterilisierten Sand-Komposterde-Gemisch (1 : 1) ausgelegt. Da die Pfropfstellen einen günstigen Nährboden für Mikroorganismen darstellen, desinfizierten wir gelegentlich mit

Orthocidlösung. Nachdem die Pflanzen das dritte bis vierte Blatt ausgebildet hatten, wurden sie in das Freiland ausgepflanzt. Von gut entwickelten Pflanzen war in den bis dahin vergangenen etwa drei Wochen das Endosperm fast völlig aufgebraucht worden. Die Gerste stand in einem Pflanzenabstand von 10 cm × 20 cm in Beeten unter einem Vogelschutzkäfig.

Bei „mehrmaliger Pfropfung" wurden von gepfropften Eltern geerntete Samen im nächsten Jahr für die erneuten Embryotransplantationen benutzt.

Zum Kreuzen wurden die Antheren in der üblichen Weise aus den dafür vorgesehenen Gerstenblüten entfernt, und in der Regel erfolgte die Bestäubung zwei Tage nach dem Kastrieren. Soweit es möglich war, verwendeten wir für die Kreuzungen den ersten Halm. Da sich in jedem Sommer die Kreuzungsperiode über mehrere Wochen hinzog, wurden auch kräftig entwickelte nachschossende Halme zur Kreuzung herangezogen. Die Ähren blieben bis zur Ernte oder bis zu ihrer Abnahme für die histologischen Untersuchungen unter Pergamintüten isoliert.

Um zu prüfen, ob die Ernährungsbedingungen im Embryosackinneren durch eine Nährstoffzufuhr von außen verbessert werden können, wurden junge Bastardsamen mit einer Nährlösung behandelt, die aus einer Kombination der von RAPPAPORT (1954) und RIJVEN (1952) beschriebenen Lösungen besteht, der Ascorbinsäure (20 mg/l), Rohrzucker (20 g/l) und Hefeextrakt (10 cm^3/l) (BRINK, COOPER und AUSHERMAN 1944) zugesetzt war. Am zweiten Tag nach der Bestäubung wurde ein Tropfen Nährlösung zwischen die Spelzen und den Fruchtknoten gebracht. Diese Behandlung erfolgte jeden zweiten Tag. In weiteren Versuchen wurden noch unbefruchtete Ovarien oder junge Bastardsamen mit wäßrigen Lösungen von β-Indolylessigsäure (0,1%) oder Gibboe (100 ppm Gibberellinsäure) behandelt.

Der Verlauf der frühen Samenentwicklung wurde an Längsschnitten untersucht: Die Fixierung junger Bastardsamen erfolgte zu verschiedenen Zeitpunkten nach der Bestäubung in einem Chromsäure-Essigsäure-Formalin-Gemisch (Craf V, RANDOLPH's modified NAVASHIN fluid) (JOHANSEN 1940). Das fixierte Material wurde in der aufsteigenden Alkoholreihe entwässert und über Benzol in Paraffin eingebettet. Die Schnittdicke betrug 10 μ. Gefärbt wurde mit Gentianaviolett-Eosin. Um die Entwicklung der Bastardsamen mit der der normalen Gerstensamen vergleichen zu können, untersuchten wir junge Gerstenkaryopsen ebenfalls in verschiedenen Entwicklungsstadien. Leider konnte von den tetraploiden Gerste × Gerste-Kreuzungen nur ein sehr unvollständiges Material zum Vergleich herangezogen werden, da sehr oft keine Befruchtung stattgefunden hatte.

An Hand der Samenlängsschnitte konnte die Proembryo- und Endospermentwicklung wie auch das Verhalten der den Embryosack umgebenden Gewebe verfolgt werden. Als Vergleichsmaß für die Proembryoentwicklung in den verschiedenen Kreuzungskombinationen diente die maximale Proembryolänge, die mit einem Okularmikrometer gemessen wurde.

Zum Vergleich der Kerngrößen wurden die Durchmesser der Endosperm- und Antipodenkerne bestimmt. Daraus konnte dann das Kernvolumen nach der Formel für das Rotationsellipsoid ($V = \frac{4}{3}.\pi \cdot a \cdot b \cdot c$) errechnet werden. Gemessen wurden die beiden senkrecht aufeinanderstehenden Kerndurchmesser (2a, 2b), und den kleineren von beiden benutzten wir auch als dritte Dimension (2c).

Bei der Durchsicht der Schnittpräparate fiel es auf, daß die Strukturen in den Bastardendospermkernen oft nicht gut zu erkennen waren. Anscheinend war das benutzte Fixiergemisch zu langsam in das Embryosackinnere eingedrungen, so daß sich die chromatische Substanz in diesen Kernen zusammenballen und dickfädige Aggregationen bilden konnte.

Um detaillierte Kernuntersuchungen zu ermöglichen, wurden Quetschpräparate hergestellt. Zu diesem Zweck wurden 1962 eine Anzahl von Gerste × Roggen-Kreuzungen wiederholt. Sie fixierten wir in einem Gemisch von 95%igem Alkohol : 96%iger Essigsäure im Verhältnis von 2 : 1 bei 60 °C am vierten und siebenten Tag nach der Bestäubung, die Selbstungen etwa am vierten Tag nach der Befruchtung. Die Quetschpräparate wurden mit Karminessigsäure gefärbt.

Für die Bestimmung des Kernvolumens wurden in den Quetschpräparaten die beiden senkrecht aufeinanderstehenden größten Durchmesser (2a, 2b) der mittleren optischen Ebene durch einen Kern mit dem Okularmikrometer gemessen. Die Größe der dritten Dimension (2c) konnte an der Skala der Mikrometerschraube des Mikroskops direkt abgelesen werden. Der Umrechnungsfaktor der mit dem Okularmikrometer gemessenen Relativwerte in μ

beträgt 3,132 (für Okular Carl Zeiss KPL 8× und Objektiv Carl Zeiss Plan 40). Dieser Wert geht mit dem Quotienten $\frac{4}{3}$ in die Dimension der graphischen Darstellungen der Kerngrößenverteilungen ein. Für die Dauerpräparate beträgt die Dimension 40,96 $\pi\ \mu^3$, für die Quetschpräparate 13,08 $\pi\ \mu^3$.

Zum Vergleich der frühen Samenentwicklung nach Gerste-Roggen-Kreuzungen mit der nach tetraploiden Weizen-Roggen-Bastardierungen wurden in einem geringen Umfang auch *Triticum carthlicum* × 4x Roggen-Kreuzungen fixiert und histologisch untersucht.

C. BEOBACHTUNGEN UND ERGEBNISSE

Um die Entwicklung der Samenanlagen nach der Bestäubung mit Roggenpollen beurteilen zu können, wurden zum Vergleich auch normal bestäubte, sich entwickelnde Gerstensamenanlagen untersucht, über die zuerst berichtet werden soll.

I. Der Bau der unbefruchteten Gerstensamenanlage

Bei *Hordeum* steht die Samenanlage anatrop und sitzt seitlich an der Plazenta. Es ist kein eigentlicher Funiculus ausgebildet. Zur Zeit der Befruchtung ist der Embryosack von Nucellusgewebe umschlossen. Zwei Integumente, die von der Chalaza ausgehen, umhüllen den Nucellus und lassen an der Basis die Mikropyle offen. Das äußere Integument ist kürzer als das innere. Die seitliche Lage der Chalazaregion im reifen Embryosack bedingt auch die besondere Position des Antipodengewebes, das aus mehr als 15 Zellen bestehen kann. Die Antipoden machen nur scheinbar eine Ortsveränderung von der terminalen zur ventralen lateralen Stellung durch. Tatsächlich wächst aber das Ovulum seitlich der Antipoden in apikaler Richtung weiter (Schnarf 1931). Die Antipodenzellen sind relativ groß, einkernig, plasmareich, und ihr Zytoplasma ist wenig vakuolisiert. Den Embryosack kleidet ein dünner Plasmamantel aus, in den die Eizelle und oberhalb von ihr die beiden Polkerne eingebettet sind. Dieser Plasmasaum zieht sich auch auf der Innenseite an dem Antipodengewebe entlang.

II. Die Entwicklung der normalen Gerstenkaryopse

a) Die Befruchtung

Die auswachsenden Pollenschläuche schieben sich durch das Narbengewebe in das Innere des Fruchtknotens und wachsen zwischen dem äußeren Integument und dem Karpell zur Mikropyle hinab. Ein Pollenschlauch dringt durch die Mikropyle in den Embryosack ein. Dabei durchwächst er manchmal eine Synergide und legt sich seitlich um die Eizelle. Der Prozeß der Verschmelzung von männlichem Kern und Eikern konnte in den untersuchten Präparaten nicht direkt beobachtet werden. Vier Stunden nach der Bestäubung hatte jedoch sowohl in den diploiden wie auch in den tetraploiden Kreuzungen die Befruchtung stattgefunden. Nach dem Eindringen des Pollenschlauchs in den Embryosack wandern die Polkerne in dem Plasmamantel zur Region basal der Antipoden, und dort erfolgt gleichzeitig mit der Befruchtung durch den zweiten männlichen Kern die Verschmelzung der Polkerne.

Tabelle 1

Endospermentwicklung
nach Gerste × Gerste- und Gerste × Roggen-Kreuzungen
(1961, 4 Stunden bis 20 Stunden nach der Bestäubung)

Kreuzungskombination	Stunden nach der Bestäubung	n	Zahl der Endospermkerne			Zygotenlänge [μ]
			Mittelwert	Modus	Extremwerte	
2x ert-a^{23} × 2x ert-a^{23}	4	12	1,86	2	1—2	49,3±2,6
	8	1	2,00	—	—	61,1
	12	11	1,80	2	1—2	55,4±1,6
	16	9	2,43	2	1—4	70,5±2,4
	20	6	2,50	2	2—4	60,3±2,1
2x ert-a^{23} × 2x Roggen	4	12	1,00	1	1	60,0±1,6
	8	8	1,63	2	1—2	57,3±2,4
	12	10	1,82	2	1—2	54,7±2,3
	16	7	1,29	1	1—2	41,2±1,1
	20	11	2,50	2	1—4	57,2±3,1
2x ert-a^{23} (1x) × 2x Roggen	4	12	1,00	1	1	43,2±1,5
	8	10	2,00	2	2	44,5±1,6
	12	12	1,83	2	1—2	51,6±1,4
	16	11	2,67	2	1—4	57,7±2,0
	20	11	2,88	+	2—4	57,5±1,3
2x ert-a^{23} (1x) × 2x Roggen —Gibboe beh.—	4	11	1,00	1	1	69,1±2,2
	8	11	1,91	2	1—2	58,9±1,9
	12	12	2,00	2	2	68,1±2,3
	16	10	3,00	+	2—4	63,3±1,6
	20	12	3,45	4	2—4	69,7±1,7
4x Opal B × 4x Opal B	4	8	1,00	1	1	44,0±1,3
	8	9	1,88	2	1—2	49,8±2,2
	12	8	2,00	2	2	50,9±2,4
	16	12	3,17	3	2—4	65,6±1,5
	20	10	3,86	4	3—4	57,0±1,8
4x ert-a^{23} × Fourex	4	9	1,00	1	1	48,0±1,7
	8	3	—	—	—	51,0±2,2
	12	0	—	—	—	—
	16	6	1,28	1	1—2	50,4±1,1
	20	10	2,10	2	1—4	60,6±0,9
4x Opal B × Fourex	4	11	1,00	1	1	47,7±1,8
	8	11	1,55	2	1—2	42,1±1,1
	12	12	1,50	+	1—2	54,0±1,3
	16	10	1,45	1	1—2	48,5±1,2
	20	12	1,55	1	1—3	55,6±0,8
4x ert-a^{23} × Fourex —IES beh.—	4	12	1,00	1	1	62,3±0,9
	8	9	1,70	2	1—2	60,4±1,8
	12	11	1,30	2*	1—2	61,8±1,1
	16	7	1,71	2	1—3	74,4±2,6
	20	7	2,39	2	1—4	79,0±4,0

+ = Modus nicht bestimmbar. * = mehrere Endospermkerne in Teilung. (1x) = Gerstenembryo auf Roggenendosperm gepfropft. —Gibboe beh.— = Fruchtknoten zwei Tage vor der Bestäubung äußerlich mit 100 ppm Gibberellinsäure behandelt. —IES beh.— = Fruchtknoten zwei Tage vor der Bestäubung äußerlich mit 0,1%iger β-Indolylessigsäure behandelt.

Tabelle 2

Proembryo- und Endospermentwicklung
nach Gerste × Gerste- und Gerste × Roggen-Kreuzungen

Kreuzungskombination	Stunden nach der Bestäubung	Zahl der Proembryozellen: n	Mittelwert	Modus	Extremwerte	Proembryolänge [μ]	n	Zahl der Endospermkerne: Mittelwert	Modus	Extremwerte	n
1960 2x ert-a^{23}	24	15	1,0	1	1	67,2±1,4	15	7,9	8	7—9	15
× 2x ert-a^{23}	48	13	2,6	2	1— 4	65,6±1,8	14	55,3	+	43—70	11
	72	16	7,9	8	6— 9	72,2±1,6	16	—	—	—	—
1960 4x Gerste	24	7	1,3	1	1— 2	67,1±4,7	7	6,0	7	4—7	5
× 4x-Gerste (1)	48	8	3,0	1	1— 5	73,6±4,9	8	57,0	+	39—86	5
	72	5	8,8	9	5—14	90,7±4,3	14	98	—	—	1
1960 2x ert-a^{23}	24	9	1,0	1	1	54,5±1,8	9	1,8	2	1—2	9
× 2x Roggen	48	14	1,4	1	1— 2	61,7±1,0	14	6,6	3	3—13	12
	72	12	3,7	4	2— 4	63,0±1,0	12	12,9	9	2—31	12
	96	9	7,8	8	6— 9	62,6±1,9	11	10,3	+	4—22	12
	120	5	8,6	+	7—10	61,7±1,5	8	18,3	+	14—25	4
1960 2x ert-a^{23} (1x) ×	24	7	1,0	1	1	44,1±2,3	7	1,5	+	1—2	6
Secale cereale (P)	48	8	1,0	1	1	57,2±2,1	8	1,9	2	1—2	7
	72	10	1,4	1	1— 2	60,4±2,8	10	4,4	+	2—13	9
1960 2x ert-a^{23} (2x)	24	15	1,2	1	1— 2	63,2±2,2	15				
× 2x Roggen	48	13	3,8	4	2— 5	80,8±1,9	13				
	72	3	3,3	3	3— 4	61,1±3,9	3				
	96	14	6,2	8	2— 8	72,6±1,8	15				
1959 2x ert-a^{23} (1x) ×	24	15	1,0	1	1	60,4±1,3	15	3,4	4	1— 4	14
2x Roggen (1x)	48	12	1,8	2	1— 2	57,3±1,1	12	5,2	+	3— 10	10
	72	10	3,7	4	2— 5	67,7±2,4	10	13,6	+	4 — 42	7
	96	11	5,1	+	2— 7	55,8+2,6	8	20,6	+	4— 48	9
	120	2	11,0	+	7—10	83,4±2,5	19	—	—	—	—
1960 2x ert-a^{23} (1x) ×	24	18	1,2	1	1— 2	70,4±1,5	17	6,4	8	1— 10	18
2x Roggen (1x)	48	18	2,9	4	1— 4	73,7±1,8	18	25,4	+	9— 56	17
	72	8	4,3	4	2— 6	65,1±2,0	8	42,4	+	3—134	8
	96	6	5,5	+	4— 7	55,1±2,3	6	8,5	+	3— 16	6
	120	7	7,7	8	6— 9	62,6±1,8	7	28,1	+	9—108	7
	144	6	8,0	+	7— 9	64,7±1,7	6	—	—	—	—
1959 4x ert-a^{23}	24	5	1,4	1	1— 2	68,9±3,4	6	17	—	—	1
× Fourex	48	8	5,9	+	4— 9	76,7±5,2	6	6,4	+	2— 8	5
	72	2	10,5	+	9—12	92,6±3,6	11	13	—	—	1
1960 4x ert-a^{23}	24	11	1,2	1	1— 2	85,1±3,4	11	6,7	+	2—13	10
× Fourex	48	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	72	4	8,0	+	3—10	76,7±5,8	4	57,7	+	46—71	3
	96	2	8,0	—	8	93,4±2,7	11	—	—	—	—
1960 4x Opal B	24	10	1,0	1	1	54,7±2,1	10	1,6	1	1— 3	9
× Fourex	48	9	1,8	2	1— 3	64,4±3,0	11	17,3	+	1—37	7
	72	8	4,1	5	2— 5	87,7±3,8	13	6,7	+	5—12	3
	96	—	—	—	—	47,2±3,7	11	36,6	+	7—81	5

(1) = Zusammengefaßte Beobachtungen aus den Kreuzungen 4x Kenia × 4x Kenia, 4x Balder × 4x Balder und 4x Opal B × 4x Kenia. + = Modus nicht bestimmbar. (1x) = Embryo auf den Endospermkörper des Kreuzungspartners gepfropft. (2x) = Gerstenembryo von Samen einer einmal gepfropften Pflanze im nächsten Jahr erneut auf Roggenendosperm gepfropft. (P) = Primitivroggen.

b) Endospermentwicklung

Die ersten beiden Endospermkernteilungen finden 4 bis 16 Stunden nach der Bestäubung statt, und nach einem Tag wurden vier bis neun Endospermkerne gezählt (Tab. 1 und 2). Während der ersten Tage der Samenentwicklung teilen sich die Endospermkerne synchron (Abb. 1) und verteilen sich im gesamten Embryosack. In dieser Zeit vermehrt sich das Zytoplasma, besonders im Bereich oberhalb des Proembryos, auf der Ventralseite und in der apikalen Ausbuchtung (Abb. 2). Die Beschaffenheit des Plasmas im Embryosack erscheint häufig uneinheitlich. Basal an die große Embryosackvakuole grenzend ist das Plasma lockerer strukturiert und weniger anfärbbar als das übrige dichtere Zytoplasma, das von diesem deutlich abgegrenzt ist. Vom vierten Tag nach der Bestäubung an teilen sich oberhalb des Proembryos kleine Endospermzellen ab. Das Zellulärwerden setzt sich in apikaler Richtung fort, bis das gesamte Zytoplasma im Embryosack eine mehr oder weniger deutliche Zellstruktur angenommen hat. Auf der Antipodenseite werden mehrere Schichten kleiner, dicht mit Plasma angefüllter Endospermzellen gebildet, während die zentrale Vakuole zunächst mit großen, plasmaarmen und unregelmäßig geformten Zellen ausgefüllt wird. Danach beginnt sich das Endosperm durch Zellvermehrung zu vergrößern. Während der ersten fünf bis sechs Tage hat sich die Samenanlage sehr stark verlängert, und dieses Längenwachstum hält weiter an. Das Endosperm paßt sich der Vergrößerung der Samenanlage in der Weise an, daß in den peripheren Schichten rege Zellteilungen erfolgen. Die Teilungen in der äußeren Endospermzellschicht erweitern den Umfang des Endospermkörpers, und die Endospermmasse wird durch die auf der Dorsalseite nach innen kambiumartig abgegliederten Zellen vermehrt (Abb. 3). Die ventral liegenden kleinzelligen Endospermschichten, deren Zellen anfangs noch reich mit Plasma angefüllt waren, erscheinen nun geschrumpft und nehmen nicht in gleicher Weise wie die dorsalen Schichten an der Vergrößerung des Endo-

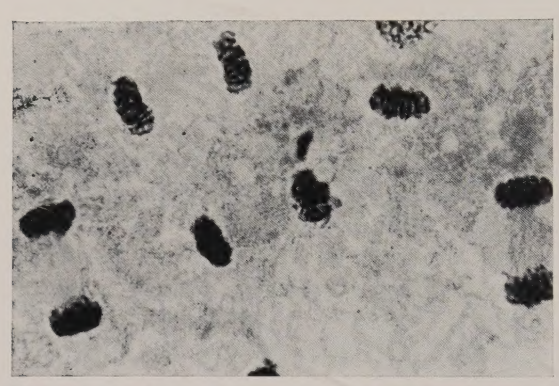


Abb. 1. Endospermkernteilungen, 2x Gerste × 2x Gerste, vier Tage nach der Bestäubung, 640mal vergrößert

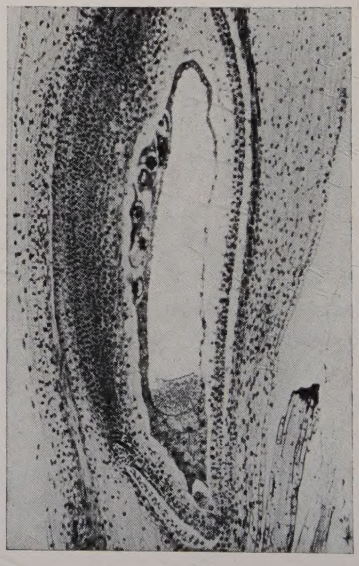


Abb. 2. Längsschnitt durch eine Samenanlage, 2x Gerste × 4x Gerste, vier Tage nach der Bestäubung, 64mal vergrößert

spermkörpers teil. Später wird in die Zellen der kambiumartigen Bildungszone und des Endosperminneren reichlich Stärke eingelagert.

c) Die Embryoentwicklung

Nach der Befruchtung verharrt die Zygote einige Zeit in einem Ruhestadium. Erst nach etwa ein bis zwei Tagen erfolgt die erste Zygotenteilung. Die Zellanordnung der frühen Proembryoentwicklung stimmt nicht immer mit der des Gramineentypus (*Poa annua*), wie er von Souèges (1924) beschrieben wurde, streng überein (Abb. 4). In dem hier untersuchten Material wird die erste Querwand senkrecht zur Proembryolängsachse angelegt. Es entsteht ein zweizelliger Proembryo mit der apikalen Zelle (ca) und der basalen Zelle (cb). In den folgenden Teilungen treten schon Abweichungen vom Normaltyp (I) auf. Die basale Zelle teilt sich transversal in die beiden Zellen (m) und (ci). Es wurde aber auch zuerst eine longitudinale Teilung in der apikalen Zelle beobachtet. Aus den entstandenen beiden Zellen wird dann nach weiteren vertikalen, senkrecht zur ersten Teilungsebene ablaufenden Teilungen der apikale Zellquadrant gebildet. In einem Fall wurde je eine longitudinale Teilung in der apikalen (ca) und in der basalen Zelle (cb) beobachtet.

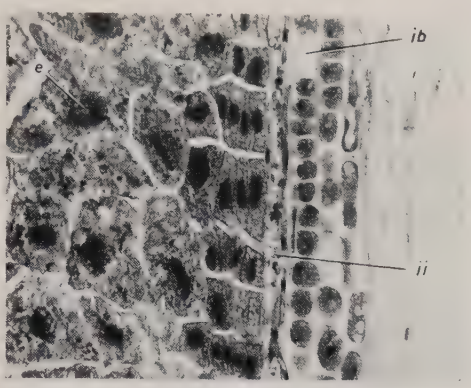


Abb. 3. Endospermvermehrung, 2x Gerste × 2x Gerste, elf Tage nach der Bestäubung, ausdifferenzierte Endospermzelle (e), innere Zellschicht des inneren Integuments (ii), innere Begrenzung des Fruchtblattes (ib), 256mal vergrößert

Die weitere Proembryoentwicklung verläuft nach Souèges (1924, zit. nach Johansen 1950) wie folgt: Die Quadrantzellen teilen sich mehr oder weniger regelmäßig transversal und bilden die beiden Schichten l und l′, aus denen sich das Scutellum entwickelt. Die m-Zelle teilt sich vertikal und die ci-Zelle transversal in die beiden Zellen n und n′. An der Basis des Proembryos entsteht durch weitere transversale Zellteilungen der n′-Zelle eine kleine Zellgruppe, aus der dann der einem Suspensor ähnelnde Hypoblast hervorgeht. Er zeichnet sich durch große Zellen aus, in die Reservestoffe eingelagert sind. Die der m-Schicht entstammenden Zellen sind hauptsächlich am Aufbau des Embryos beteiligt. Aus ihnen gehen der Sproßscheitel, die Hypokotylachse, die Initialzellen des Zentralzylinders, die Wurzelrinde und die untere Koleoptilenlippe hervor. Die obere Koleoptilenlippe entsteht wahrscheinlich aus der l′-Schicht. Die Wurzelhaube, die Wurzelscheide und der Epiblast stammen von Zellen der n-Schicht ab.

In den vorliegenden Untersuchungen wurde festgestellt, daß etwa acht Tage nach der Bestäubung die beiden Koleoptilenlippen sowie die großen Hypoblastzellen am Proembryo deutlich zu erkennen sind. In Teilen des l-, m- und n-Bereichs sind die Zellen kleiner und dicht mit Plasma angefüllt. Aus diesem meristematischen Gewebe beginnt sich der Embryo zu differenzieren, und etwa ab zehntem Tag nach der Bestäubung können die einzelnen Strukturen des Gerstenembryos unterschieden werden. Abbildung 5 stellt einen zwölf Tage alten Gerstenembryo dar. Das Scutellum ist in apikaler Richtung weiter gewachsen und liegt dem Endospermkörper an. Bis auf eine terminale Öffnung umfaßt die Koleoptile die Sproßanlage. Die Radicula mit ihren Rindenschichten und die Kalyptra sind ausgebildet.

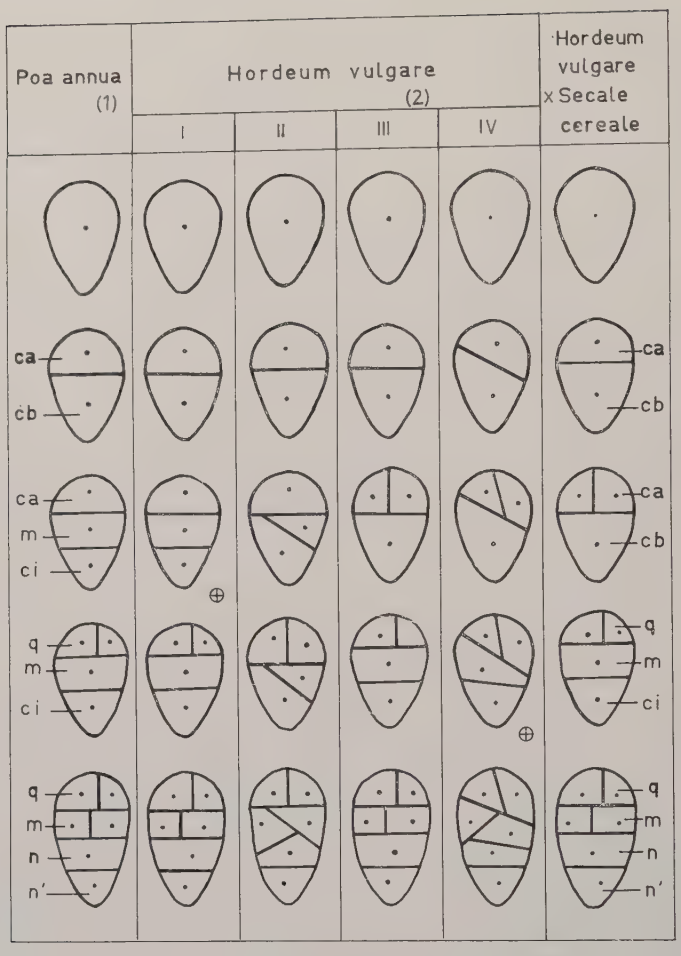


Abb. 4. Zellteilungsmuster in den Proembryonen, (1) nach SOUÈGES (1924), (2) nach NÖRNER (1881), MERRY (1941) und eigenen Beobachtungen, ⊕ beobachtete Varianten nach Gerste × Roggen-Kreuzungen, Erklärung der Abkürzungen im Text

d) Das Verhalten der Antipoden

Parallel zum Entwicklungsgeschehen in Endosperm und Proembryo verändern sich die Antipodenzellen. Mit zunehmendem Alter vakuolisieren sie immer stärker, und ungefähr vom dritten Tag nach der Bestäubung an beginnen sie sich länglich zu verformen. Die Zellen erscheinen dann im Schnittbild spindelförmig abgeflacht und dem Nucellusgewebe angedrückt. Die Verformung schreitet rasch fort; die Antipodenzellen beginnen zu degenerieren und werden schließlich ganz aufgelöst. Der Degenerationsprozeß verläuft fast gleichzeitig mit dem Zellulärwerden des Endosperms. Am fünften Tag nach der Bestäubung waren von elf untersuchten Samenanlagen einer diploiden Kombination in zehn Fällen die Antipodenzellen in Degeneration begriffen, in einer Samenanlage waren die Zellen schon fast aufgelöst.

e) Das Verhalten der mütterlichen Gewebe

Abb. 5. Längsschnitt durch einen Embryo, 2x Gerste × 2x Gerste, zwölf Tage nach der Bestäubung, 64mal vergrößert

In Längsschnitten durch gut ausgebildete junge Gerstensamen (acht bis elf Tage nach der Bestäubung) fällt eine Zellschicht besonders auf, in deren Zellen mit zunehmendem Alter stärkere Granulaablagerungen zu sehen sind (vgl. Abb. 3). Diese Zellage ist die innere Schicht des inneren Integuments. Die Granulaeinlagerungen beginnen oberhalb der Embryoregion. Im basalen Bereich bleiben die Integumentzellen davon frei. Diese Zellschicht ist bis zur Chalaza gut ausgebildet, und auch im ventralen Bereich, in dem die Samenanlage an die Karpellwand angeheftet ist, lassen sich Granula in den Zellen beobachten, die wahrscheinlich die Grenzregion zwischen Samenanlage und Fruchtblatt darstellen. Hier sind die Einlagerungen aber nicht streng an eine bestimmte Zellschicht gebunden, sondern sie sind in einem zwei bis drei Zellagen breiten Bereich zu sehen. Die Zellen der äußeren Schicht des inneren Integuments befinden sich elf Tage nach der Bestäubung in Auflösung. Während zu einem früheren Zeitpunkt noch die feinen Zellwände zwischen den stark abgeflachten Zellen deutlich zu erkennen sind, gehen die Zellen jetzt ineinander über. Vom äußeren Integument sind nur noch Reste erkennbar. Dieser Samenlagenhülle liegt nach außen eng eine zwei bis drei Schichten starke Lage dickwandiger Zellen an. Sie bilden die innere Begrenzung des Fruchtblattes. Diese Zellen sind regelmäßig geformt und plasmareich. Elf Tage nach der Bestäubung ist in ihnen reichlich Stärke eingelagert, während zu einem früheren Zeitpunkt im Zytoplasma dieser Zellen viele kleine Vakuolen zu finden sind. Nach außen schließt sich eine Schicht flacher Zellen an, deren Zellgrenzen oft nur undeutlich zu erkennen sind. Es folgt dann ein Gewebe dünnwandiger Zellen, und das Karpell schließt mit einer Epidermis nach außen ab. Auf der Dorsalseite ist in jüngeren Samen anschließend an das innere Integument noch eine Schicht großer regelmäßig geformter Nucelluszellen sichtbar; später werden dann auch diese Zellen mit zunehmender Endospermentwicklung resorbiert.

III. Die Entwicklung der Bastardkaryopse

a) Die Befruchtung

Nach der Bestäubung von Gerstenblüten mit Roggenpollen keimen die Pollenkörner auf der Narbe aus, und die Pollenschläuche wachsen in gleicher Weise wie nach arteigener Kreuzung zur Mikropyle hinab. Nur einer der Pollenschläuche dringt in den Embryosack ein. Somit konnte kein Unterschied im Befruchtungsverhalten gegenüber dem nach der Bestäubung mit Gerstenpollen

gefunden werden. Die Kernverschmelzungen, sowohl des einen männlichen Kerns mit der Eizelle wie auch des anderen mit den Polkernen, wurden in den untersuchten Embryosäcken nicht gesehen. Gut zu erkennen war jedoch, daß der Pollenschlauch durch die Mikropyle in den Embryosack eindrang, sich der Eizelle seitlich anlegte und daß die Polkerne in den befruchteten und den unbefruchteten Samenanlagen sich unterschiedlich verhielten.

Da in der unbefruchteten Samenanlage die beiden Polkerne unmittelbar über der Eizelle liegen, während sie nach der Befruchtung durch arteigenen Pollen in die Nähe der Antipoden wandern, wurden alle die Samenanlagen als befruchtet angesehen, deren Polkerne nahe den Antipoden lagen und in denen zugleich Reste des Pollenschlauchs sichtbar waren. Lagen die Polkerne in der Nähe der Eizelle, dann wurde der betreffende Embryosack als unbefruchtet betrachtet.

b) Die Endospermentwicklung

Vier Stunden nach der Bestäubung mit haploidem Gerstenpollen hatte in den meisten Embryosäcken schon eine Endospermkernteilung stattgefunden; dagegen lag zur gleichen Zeit bei sämtlichen erfolgreichen Kreuzungen mit Roggenpollen der sekundäre Endospermkern noch basal der Antipoden. Vier Stunden später hatte er sich in den meisten Samenanlagen einmal geteilt, und zwanzig Stunden nach der Bestäubung hatten in einer Reihe von Embryosäcken auch schon zwei Kernteilungen stattgefunden (Tab. 1). Nach zwanzig Stunden waren nach der Bestäubung mit artfremdem Pollen etwa gleichviel Kerne vorhanden wie nach der Bestäubung mit arteigenem. Erst ein bis zwei Tage nach der Befruchtung zeigten sich hierin deutliche Unterschiede. Bei den Gerste × Gerstekreuzungen liefen in zwei Tagen durchschnittlich sechs Endospermkernteilungsfolgen ab. In den Artkreuzungen hingegen verlief die Endospermentwicklung wesentlich langsamer. Im Durchschnitt hatten etwa drei Kernteilungsfolgen stattgefunden; einmal wurden sogar 56 Endospermkerne nach zwei Tagen gezählt. In einigen Embryosäcken war der sekundäre Endospermkern nach zwei Tagen noch immer ungeteilt, oder er hatte sich ein- bis zweimal geteilt (Tab. 2). In den folgenden Tagen vermehrte sich das den Embryosack auskleidende Endospermplasma im Bereich oberhalb des Proembryos, auf der Ventralseite und in der apikalen Ausbuchtung.

Auf der Abbildung 6 ist ein Längsschnitt durch einen Gerstenfruchtknoten drei Tage nach der Bestäubung mit Roggenpollen zu sehen. Reichliches Endospermplasma ist im basalen Teil des Embryosacks vorhanden, während der restliche Innenraum nur von einem dünnen Plasmamantel ausgekleidet wird. Die auf dem Bild sichtbare Fältelung und Schrumpfung des Endospermplasmas ist ein Fixierungsartefakt. Die zentrale Embryosackvakuole dieser Samenanlage ist ungeteilt. In das Endospermplasma liegen 14 Endospermkerne eingebettet.

Nach der Kreuzung von Gerste mit Roggen wurden im Bastardendosperm außer den normalen kleinen stets eine Anzahl großer, oft unregelmäßig geformter, Endospermkerne ausgebildet, die ein um das 40fache vergrößertes Volumen besaßen (Abb. 7). Diese Endospermriesenkerne treten nach der Bestäubung mit arteigenem Pollen niemals auf.

Zwischen den einzelnen Samenanlagen bestanden aber Unterschiede in der Häufigkeit des Auftretens und in der Größe der Endospermriesenkerne. Diese

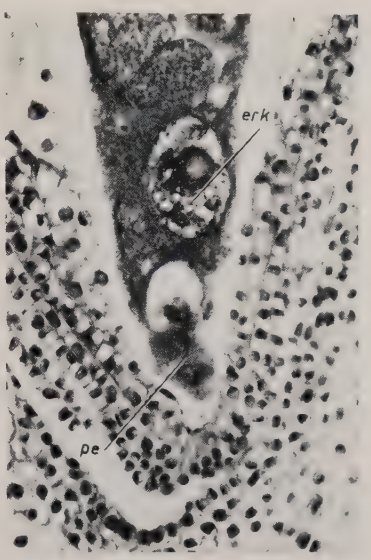


Abb. 6. (links) Längsschnitt durch eine Samenanlage, 2x Gerste × 2x Roggen, drei Tage nach der Bestäubung, Antipoden (a), Endosperm (e), Proembryo (pe), 64mal vergrößert

Abb. 7. (rechts) Basaler Bereich einer Samenanlage, 2x Gerste (1x) × 2x Roggen (1x), fünf Tage nach der Bestäubung, Proembryo (pe), Endospermriesenkern (erk), 255mal vergrößert

lagen meist in der unteren Hälfte des Embryosacks. BEAUDRY (1951) fand nach der Bestäubung von *Elymus virginicus* mit *Agropyron repens*-Pollen ebenfalls stark vergrößerte Endospermkerne, die eine bestimmte Lage im Embryosack einnahmen. Um festzustellen, ob auch nach der Kreuzung von Gerste mit Roggen die vergrößerten Hybridendospermkerne gewisse Lagen bevorzugen, zählten wir die normalen und die vergrößerten Endospermkerne in aufeinander folgenden Embryosackregionen. Ausgewertet wurde ein Bereich von $\pm 150\ \mu$ um die Medianebene (M), der in den meisten Fällen die gesamte Embryosackausdehnung einschloß. Als „vergrößert" zählten wir Kerne mit einem Volumen über $2460\ \pi\ \mu^3$ ($188 \times 13{,}08\ \pi\ \mu^3$, vgl. Abb. 10). Diese großen Endospermkerne verteilten sich im gesamten Embryosack gleichmäßig; es konnten für sie also keine bevorzugten Lagen festgestellt werden. Nur in den Kreuzungen zwischen tetraploiden Eltern (Abb. 8, I) traten die vergrößerten Endospermkerne im mittleren Bereich gehäuft auf.

Die genaue Zahl der in einem jungen Bastardsamen vorhandenen Endospermkerne konnte nicht bestimmt werden, da häufig die vergrößerten und unregelmäßig geformten Kerne in mehreren aufeinander folgenden Schnitten getroffen wurden und es oft nicht möglich war, die Identität der einander zugehörigen Anschnitte festzustellen.

Die Zahl der vergrößerten Endospermkerne nahm mit dem Alter der Samen zu. In dem untersuchten Material war die Kernteilungsrate wie auch das Verhältnis der vergrößerten Kerne zu den normal großen Kernen stark umweltabhängig, und es ist daher nicht sinnvoll, die verschiedenen Behandlungen hinsichtlich der abgelaufenen Kernteilungsfolgen quantitativ zu vergleichen.

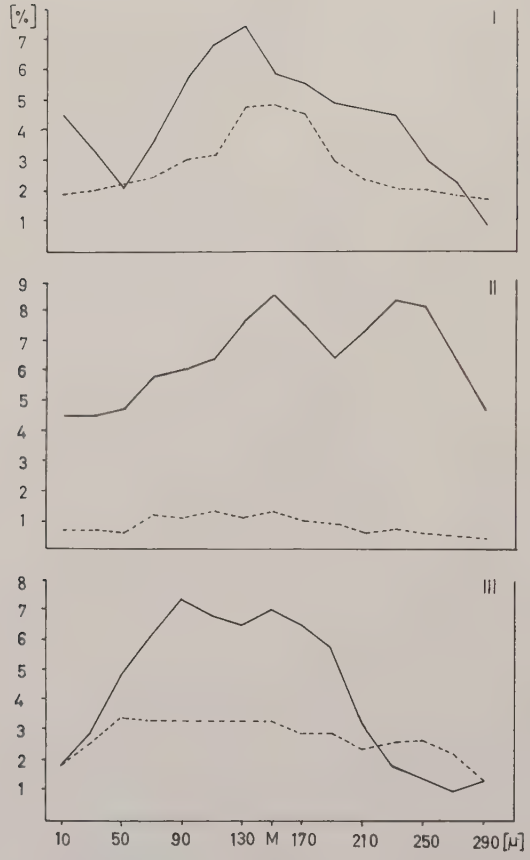


Abb. 8. Räumliche Verteilung der Endospermkerne in der Samenanlage, Häufigkeitsverteilung normaler Kerne ——— und vergrößerter Kerne - - - -, I. 4x Gerste × 4x Roggen, II. 2x Gerste (1x) × Primitivroggen (Nährlösung behandelt), III. 2x Gerste × 2x Roggen

Während der Entwicklung der Bastardsamen füllt das Endosperm die zentrale Vakuole im Innern des Embryosacks nicht aus, im Gegensatz zu den normalen Gerstensamen, bei denen nach fünf Tagen das gesamte Innere mit zellulärem Endosperm angefüllt ist. Das Hybridendosperm dagegen wird nicht zellulär, vielmehr löst es sich in der zweiten Woche nach der Bestäubung mit Roggenpollen auf. Verglichen mit der Masse normalen Gerstenendosperms zum gleichen Zeitpunkt, ist das Bastardendosperm bis zum Beginn seiner Auflösung nur sehr schwach entwickelt.

Eine detaillierte Untersuchung der im Endosperm auftretenden Kernstrukturen wurde mit Hilfe von Quetschpräparaten vorgenommen, deren Ergebnisse noch besprochen werden sollen.

c) Die Embryoentwicklung

Nach der Befruchtung durch einen Roggenkern verharrt die Zygote einige Zeit in einem Ruhestadium. Erst ein bis zwei Tage nach der Bestäubung setzen die ersten Zygotenteilungen ein. Die Bastardproembryonen gleichen in ihrem Zellteilungsmuster völlig den normalen Gerstenproembryonen. Am häufigsten wurde das Teilungsmuster des Typs III (vgl. Abb. 4) der Entwicklung der normalen Proembryonen gefunden. Fast alle beobachteten Abweichungen von diesem Typ blieben in den Grenzen der für die Gerste beschriebenen Teilungsmuster I bis IV. Bei einem vierzelligen Proembryo waren neben einer apikalen eine basale und zwei aus der m-Zelle hervorgegangene Tochterzellen vorhanden. Gelegentlich teilten sich auch die apikale und die basale Zelle zuerst longitudinal. Unabhängig davon, in welcher Richtung die ersten Querwände angelegt werden, entsteht etwa im 8-Zellen-Stadium ein Muster mit einem apikalen Zellquadranten (q), unter dem sich die m-Zellschicht und weiter basal die Zellen n und n′ ausbilden. Dieses Stadium wird von den Bastardproembryonen etwa ein bis zwei Tage später als von den normalen Proembryonen erreicht. Durch

weitere Teilungen vermehrt sich die Zellmasse der Bastardproembryonen; sie sterben jedoch, bevor sich der Embryo differenziert.

Abbildung 9 zeigt einen acht Tage alten Proembryo, dessen äußere Gestalt und Zellstruktur wahrscheinlich durch den Druck des umgebenden Gewebes etwas verändert sind; das Zellplasma ist leicht vakuolisiert. Der hier abgebildete Proembryo ist 116 μ lang. Die größten noch gesunden Bastardproembryonen maßen 150 bis 160 μ. Ein neun Tage alter Proembryo wurde sogar 332 μ lang. Zu diesem Zeitpunkt waren kaum noch Reste des nichtzellulären Hybridendosperms in der fast völlig zusammengefallenen Samenanlage zu finden. An den Proembryozellen ließen sich als erste Anzeichen des Absterbens eine zunehmende Vakuolisierung in den Zellen und eine Lokkerung des Zellgefüges feststellen. Später wurden dann auch in ihrer Gestalt stark veränderte Proembryonen gefunden. Meist blieben die Bastardembryonen nur wenig über den Beginn der Endospermauflösung hinaus am Leben.

Abb. 9. Längsschnitt durch eine Karyopse, 2x Gerste × 2x Roggen, acht Tage nach der Bestäubung, Endospermreste (er), Proembryo (pe), 64mal vergrößert

d) Das Verhalten der Antipoden

In den Antipodenzellen waren die gleichen Veränderungen, wie sie nach der Bestäubung von Gerstenblüten mit arteigenem Pollen gefunden wurden, auch nach der Bestäubung mit Roggenpollen zu beobachten. Ein Unterschied schien lediglich darin zu bestehen, daß der Auflösungsprozeß nach der Gattungskreuzung einen Tag später begann und sich auf einen etwas längeren Zeitraum erstreckte.

e) Das Verhalten der mütterlichen Gewebe

Nach der Bestäubung mit Roggenpollen sind in der Regel in den Zellen der inneren Schicht des inneren Integuments keine Ablagerungen von Reservestoffen sichtbar, und die Granula fehlen auch im Gegensatz zu normalen Gerstensamen im ventralen Gewebebereich. In einigen Samenanlagen werden jedoch sechs bis acht Tage nach der Gattungskreuzung, ähnlich wie nach der Bestäubung mit Gerstenpollen, Granula in den Integumentzellen beobachtet, jedoch ebenfalls nicht im basalen Bereich, sondern erst etwas oberhalb der Embryoregion. Auch werden vom äußeren Integument stets nur noch Zellreste gefunden.

Im basalen Bereich der Samenanlage besteht das Nucellusgewebe aus einer bis wenigen Zellschichten, und weiter oberhalb trennt eine Schicht großer regelmäßig quaderförmig gestalteter Nucelluszellen das in Degeneration begriffene nichtzelluläre Hybridendosperm von den Integumenten.

Stärkeeinlagerungen wurden in einigen jungen Gerste × Roggenkaryopsen in den Zellen des Karpells auf der Dorsalseite und ventral außerhalb des Leit-

bündels beobachtet. Ebenso wie in normalen Gerstensamen bilden zwei bis drei Schichten kleiner dickwandiger Zellen die innere Begrenzung des Fruchtblattes, und diese Zellen unterscheiden sich von dem übrigen Karpellgewebe außer durch ihre Gestalt auch durch ihren Plasmareichtum. In jüngeren Bastardsamen sind im Plasma dieser Zellen kleine Vakuolen, später dann auch Stärkeeinlagerungen sichtbar.

In der mittleren und oberen Region einer Samenanlage besteht sechs bis acht Tage nach der Bestäubung mit Roggenpollen auf der Dorsalseite ein enger Kontakt mit dem anliegenden Fruchtblatt, und die Zellen des inneren Integuments wie auch die der äußeren Nucellusschicht, die zu diesem Zeitpunkt meist gut ausgebildet vorhanden ist, sehen besser ernährt aus als die Zellen des restlichen mütterlichen Gewebes. Dagegen waren besonders die ventral gelegenen Zellen des Nucellus plasmaarm und befanden sich teilweise in Auflösung.

f) Die Degeneration der Bastardsamen

In der Tabelle 3 sind einige Daten der Samendegeneration zusammengestellt. Bei den Kreuzungen zwischen diploiden Eltern befanden sich sechs bis zehn Tage nach der Bestäubung 50% der Proembryonen einer Ähre in Auflösung; dagegen beträgt dieser Zeitraum bei den Kreuzungen zwischen tetraploiden Eltern vier bis neun Tage. Die diploiden Bastardembryonen blieben bis zum Absterben im Durchschnitt etwas kürzer als die tetraploiden. Die Proembryonen aus den Kreuzungen mit gepfropften Eltern wurden nicht größer als die aus den ungepfropften Kombinationen. Meist sterben die Proembryonen kurze Zeit nach der Auflösung des Hybridendosperms, jedoch nicht vor dessen Degeneration. Eine bessere Samenentwicklung nach der Kreuzung gepfropfter Eltern konnte in dem untersuchten Material nicht beobachtet werden.

IV. Zytologische Beobachtungen an Antipoden- und Endospermkernen

a) Die Größenvariation der Antipodenkerne

Kurze Zeit nach der Bestäubung von Gerstenblüten mit arteigenem Pollen beobachteten BRINK und COOPER (1944), daß die Kerne in den Antipoden stark an Volumen zunehmen, während nach der Bestäubung mit Roggenpollen sich diese Kerne bedeutend weniger vergrößerten; die Antipoden selbst zeigten nach der artfremden Bestäubung ebenfalls eine geringere Zunahme des Zellvolumens. Für die beiden Autoren sind diese Beobachtungen eine wesentliche Stütze ihrer Hypothese über die Ursachen der Degeneration der Bastardsamen. THOMPSON und JOHNSTON (1945) konnten diese unterschiedliche Vergrößerung der Antipoden nicht bestätigen. Eine Nachprüfung des Verhaltens der Antipoden nach Selbstung und artfremder Bestäubung ist daher wünschenswert und dürfte auch Hinweise für die möglichen Ursachen des Absterbens der Bastardsamen ergeben.

Zugleich wäre es lohnenswert zu wissen, ob durch eine Behandlung der Samenanlagen mit Wuchsstoffen oder durch Pfropfung die Antipoden beeinflußt werden können. Deshalb wurden 1961 die Kernvolumina im Antipodengewebe am ersten Tag nach der Bestäubung und nach verschiedener Behandlung bestimmt. Als Kontrolle dienten Messungen an Antipodenkernen unbefruchteter

Tabelle 3

Samendegeneration
nach Gerste × Roggen-Kreuzungen

Kreuzungskombination	Degeneration der Proembryonen					Antipodendegeneration [Tage nach der Bestäubung]			Zusammenfallen der Samenanlagen [Tage nach der Bestäubung]	
	50 % der Embryonen einer Ähre in Auflösung begriffen		noch nicht aufgelöste Proembryonen							
	Tage nach der Bestäubung	Proembryolänge [μ]	Tage nach Bestäubung	Anzahl/Ähre	Proembryolänge [μ]	Beginn der Verformung der Zellen	starke Verformung der Zellen	Zellen in Auflösung begriffen	Beginn	sämtliche Samenanlagen einer Ähre kollabiert
1959 2x ert-a^{23} (1x) × 2x Roggen (1x)	6	88,4± 6,2	7	1	97,1	4	4—5	6		7—8
1960 2x ert-a^{23} (1x) × 2x Roggen (1x)	9	81,6± 3,4				6	7	9		
1960 2x ert-a^{23} (2x) × 2x Roggen	7—8	81,9± 1,8 72,2± 2,2	11	1	103,4					
1960 2x ert-a^{23} (1x) × *Secale cereale* (P)	5	92,9± 3,6								
1960 2x ert-a^{23} × 2x Roggen	7	88,4± 6,2				4	5*	6—7	6	11
1960 2x ert-a^{23} (1x) × *Secale cereale* (P) —Nährlösg. beh.—	9	90,3± 2,2				5—6	6	8	8—9	
1960 2x ert-a^{23} (2x) × *Secale cereale* (P) —Nährlösg. beh.—	10*	85,2± 2,6 (+)	13	3	115,9 151,9 156,6	6	7—8	9	9	13
1959 4x ert-a^{23} × Fourex	4—5	102,7± 1,2				3—4			4	
1960 4x ert-a^{23} × Fourex	6—7	90,8± 7,0 127,4±11,9	9	1	332,0	4—5		6	6—7	11*
1960 4x Opal B × Fourex	5	85,6± 7,5				3—4			4—5	5**
1960 4x Opal B (1x) × Fourex	5	104,1±10,3	8	1	128,4	5		6	4—5	8**
1960 4x Opal B × Fourex —Nährlösg. beh.—	9*	98,1± 4,1 (++)	11	1	162,9	6		8		11**

* = Wert interpoliert. ** = eine Samenanlage noch nicht kollabiert. (+) = Mittelwert vom neunten Tag. (++) = Mittelwert vom achten Tag. (1x) = Embryo auf den Endospermkörper des Kreuzungspartners gepfropft. (2x) = Gerstenembryo von Samen einer einmal gepfropften Pflanze im nächsten Jahr erneut auf Roggenendosperm gepfropft. (P) = Primitivroggen. —Nährlösg. beh.— = Vom zweiten Tag nach der Bestäubung Fruchtknoten an jedem zweiten Tag äußerlich mit Nährlösung behandelt.

Samenanlagen. Die in den einzelnen Meßreihen ermittelten Kerngrößen sind als Häufigkeitsverteilungen in der Abbildung 10 dargestellt. Die Verteilungen der Kerngrößen nach Bestäubungen mit diploidem (II) und tetraploidem (III) Gerstenpollen ähneln einander und unterscheiden sich fast nicht von den Kurven der Gerste × Roggenkreuzungen (IV, V und VI); auch in den unbefruchteten Gerstensamenanlagen (I) sind die Antipodenkerne ungefähr ebensogroß wie am ersten Tag nach der Bestäubung. Allen sechs untersuchten Versuchen ist gemeinsam, daß die meisten Antipodenkerne etwa 10 × bis 20 × 40,96 $\pi\,\mu^3$ groß sind. Die größte Variabilität im Volumen zeigten die Antipodenkerne in den tetraploiden Fruchtknoten, die geringste die Kerne in den Kontrollen.

In Versuchen über den Einfluß der Wuchsstoffe auf die Entwicklung der Karyopsen wurden diploide und tetraploide Gerstenfruchtknoten am zweiten Tag nach der Kastration mit verschiedenen Wuchsstofflösungen behandelt, und

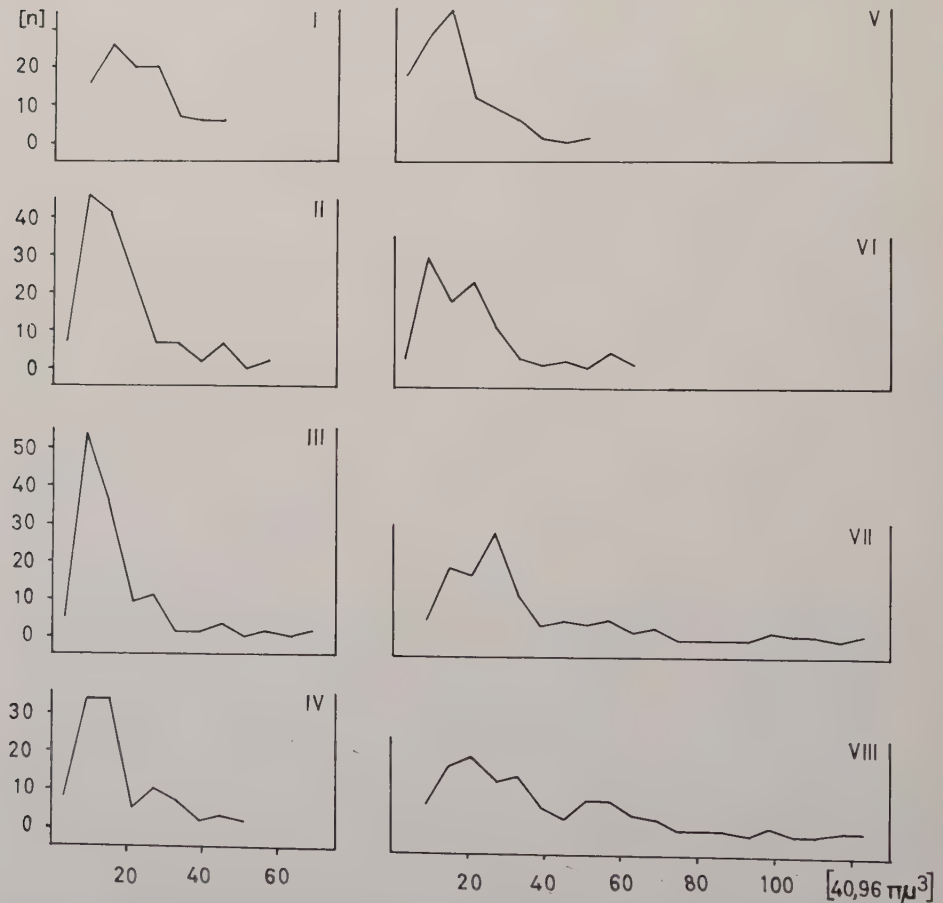


Abb. 10. Häufigkeitsverteilung der Antipodenkerngrößen, 1961, 4 bis 20 Stunden nach der Bestäubung, I. 2x ert-a^{23} unbefruchtet, n = 101, II. 2x ert-a^{23} × 2x ert-a^{23}, n = 143, III. 4x Opal B × 4x Opal B, n = 121, IV. 2x ert-a^{23} × 2x Roggen, n = 105, V. 2x ert-a^{23} (1x) × 2x Roggen, n = 110, VI. 4x ert-a^{23} × Fourex, n = 96, VII. 2x ert-a^{23} (1x) × 2x Roggen, mit Gibboe behandelt, n = 109, VIII. 4x ert-a^{23} × Fourex, mit β-Indolylessigsäure behandelt, n = 120

bei der histologischen Untersuchung der in ihnen enthaltenen Embryosäcke wurde auch die Größe der Antipodenkerne bestimmt. Sowohl die Gibberellinsäure in den diploiden (VII), wie auch die β-Indolylessigsäure in den tetraploiden Kreuzungen (VIII) bewirkten bei einem Teil der Antipodenkerne eine Verdopplung des Volumens. Es wurden am ersten Tag nach der Bestäubung einzelne Kerne mit einem Volumen von 75 × bis 123 × 40,96 π μ^3 gefunden. Diese Beobachtungen über die kernvergrößernde Wirkung der Wuchsstoffe weisen auf physiologische Ursachen hin, die die stets zu findende Volumenzunahme der Antipodenkerne während der Samenentwicklung beeinflussen.

In der Abbildung 11 sind die Häufigkeitsverteilungen der Antipodenkerngrößen während der ersten Tage der Entwicklung der normalen und der Hybridsamen eingetragen. Alle vier Kurven zeigen einen ähnlichen Verlauf. Einzelne Kerne überschreiten jedoch den hier aufgezeichneten Kerngrößenbereich, und zwar bei den Gerste × Gerstekreuzungen (I) bis zum 318fachen der Dimension, bei den Bestäubungen mit diploidem Gerstenpollen (II) bis zum 380fachen, bei den Kreuzungen zwischen Gerste und Roggen (III) bis zum 281fachen und bei den Bestäubungen mit diploidem Roggenpollen (IV) sogar bis zum 947fachen. Gegenüber den Verteilungen vom ersten Tag nach der Bestäubung wird zu diesem späteren Zeitpunkt eine starke Volumenzunahme der Antipodenkerne in allen Kreuzungskombinationen beobachtet.

Entgegen den Ergebnissen Brinks und Coopers (1944), die eine plötzliche Verdopplung des Volumens der Antipodenkerne nach der Bestäubung mit Gerstenpollen und eine Vergrößerung der Kerne um etwa 40% nach der Kreuzung mit Roggen beobachteten, kann in der hier vorliegenden Untersuchung keine starke Zunahme des Volumens der Antipodenkerne kurze Zeit nach der Bestäubung festgestellt werden. Vielmehr wachsen die Kerne unabhängig von der Art der Bestäubung allmählich zu den gefundenen Größen heran. Ob hier eine

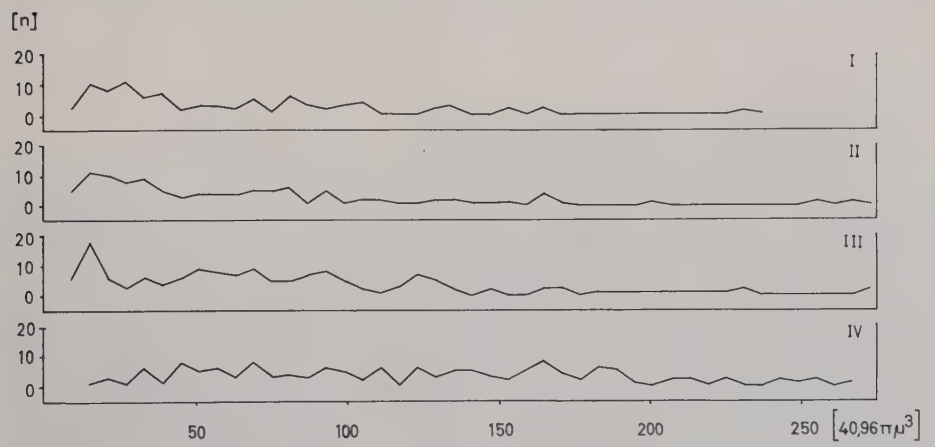


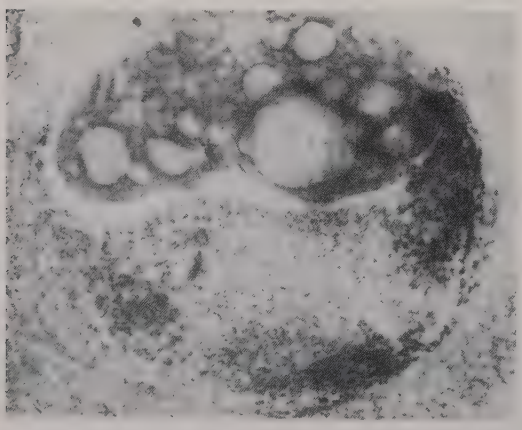
Abb. 11. Häufigkeitsverteilung der Antipodenkerngrößen, I. 2x ert-a^{23} × 2x ert-a^{23}, 1960, ein bis vier Tage nach der Bestäubung, n = 90, II. 4x Gerste × 4x Gerste (1), 1960, ein bis vier Tage nach der Bestäubung, n = 107, III. 2x ert-a^{23} × 2x Roggen, 1960, ein bis sechs Tage nach der Bestäubung, n = 150, IV. 4x ert-a^{23} × Fourex (2), ein bis vier Tage nach der Bestäubung, n = 140, (1) Zusammengefaßte Messungen aus 4x Kenia × 4x Kenia, 4x Balder × 4x Balder und 4x Opal B × 4x Opal B, (2) Zusammengefaßte Messungen der Jahre 1959 und 1960

kontinuierliche Vergrößerung stattfindet, kann nicht entschieden werden. Weder die Beobachtungen an den Schnittpräparaten (vgl. Abb. 11) noch die an den Quetschpräparaten durchgeführten Kernmessungen lassen ein rhythmisches Kernwachstum erkennen.

b) Die Struktur der Antipodenkerne

Die starke Vergrößerung der Kerne in den Antipodenzellen läßt vermuten, daß in ihnen endomitotische Polyploidisierung stattfindet. Die für die Schnittpräparate verwendete Fixierungsmethodik ermöglichte keine genaue cytologische Analyse dieser Kerne. Deshalb wurde versucht, die vorkommenden Kernstrukturen an Hand von Quetschpräparaten aufzuklären.

Etwa ein Prozent der untersuchten Kerne zeigte eine homogene gröber oder feiner körnige Struktur, die sich gleichmäßig über den gesamten Kernraum verteilte. Diese Kerne können wohl in Übereinstimmung mit HASITSCHKA (1956) als dasjenige Endomitosestadium angesehen werden, in dem die Vermehrung der Chromosomensubstanz stattfindet. Der größte Teil der untersuchten Kerne enthielt einen großen, stark vakuolisierten Nukleolus; er lag in feinfädig erscheinendes chromatisches Material eingebettet, das locker oder in bestimmten Bereichen auch dichter gelagert sein konnte (Abb. 12). In dem abgebildeten Kern ist das Chromatin peripher an drei Stellen verdichtet, und somit bildete dieser Kern einen Übergang von den homogenen Ruhekernen zu einem weiteren Kerntyp, bei dem der anfärbbare Kerninhalt stärker aufgegliedert war und deutlich Zentren chromosomalen Materials gesehen werden konnten, von denen Strangstrukturen, oft parallel verlaufend, ausstrahlten (Abb. 13). In diesen Kernen hielten die endomitotisch entstandenen Tochterchromosomen im proximalen Heterochromatin über mehrere Endomitosen hinweg zusammen. Die aus den Chromosomenaggregationen herausreichenden Stränge konnten gelegentlich, besonders bei locker gestalteten Endochromozentren, an den Enden in zwei einzelne Fäden aufgelöst sein. Meist wurden sieben solcher Endochromo-



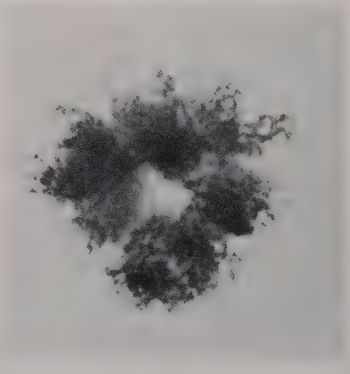


Abb. 12. (links) Antipodenruhekern, 4x Gerste × 4x Roggen, vier Tage nach der Bestäubung, 757mal vergrößert

Abb. 13. (rechts) Antipodenkern mit Endochromozentren, 4x Gerste × 4x Roggen, vier Tage nach der Bestäubung, 757mal vergrößert

zentren in den Antipodenkernen gezählt (Abb. 14). Jedes dieser Chromozentren ist demnach aus einem Chromosom durch mehrmalige Verdopplung entstanden. Fanden wir mehr als sieben, so waren stets einige Chromozentren kleiner ausgebildet. Sie sind durch Zerfall eines größeren entstanden zu denken. In Antipodenkernen tetraploider Fruchtknoten wurden ebenfalls oft nur sieben Endochromozentren beobachtet. Dies deutet auf eine somatische Paarung der homologen Chromosomen hin, die diese Lage während aller Verdopplungsprozesse beibehalten haben. Die aus den Zentren ausstrahlenden euchromatischen Fäden lagen mehr oder weniger spiralisiert vor und zeigten in einer Reihe von Kernen eine Doppelstrangstruktur (Abb. 15 und 16). Die Vielzahl der aus den Chromozentren nach allen Seiten herausragenden Fäden beweist, daß die Antipodenkerne durch Endomitosen hochgradig polyploid werden. Ein solches Verhalten war schon auf Grund der Volumenbestimmungen vermutet worden.

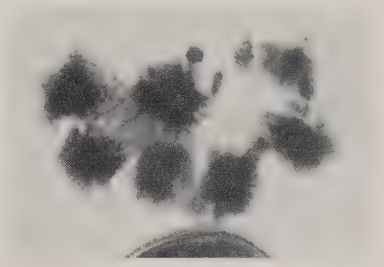


Abb. 14. Antipodenkern mit Endochromozentren, 4x Gerste × 4x Roggen, vier Tage nach der Bestäubung, 757mal vergrößert

Außerdem kamen Kerne vor, bei denen einzelne frei liegende sehr große und locker spiralisierte Chromosomen um den Nukleolus angeordnet waren. Kerne mit einigen gut ausgebildeten Endochromozentren, die an Stelle der übrigen große einzeln oder in Gruppen liegende Chromosomen enthielten, bildeten den Übergang von den Chromozentrenkernen zu diesem Kerntyp. Die Kerne mit Einzelchromosomen waren oft wesentlich kleiner als die übrigen.

In einem weiteren Kerntyp erinnern die Strukturen an „Riesenchromosomen", da die endomitotisch entstandenen Geschwisterchromosomen nicht nur im proximalen Bereich aneinander haften und eine sternförmige Assoziation bilden, sondern fast über ihre gesamte Länge mehr oder weniger stark zusammenhalten und nur gelegentlich freie Enden erkennen lassen (Abb. 17 und 18).

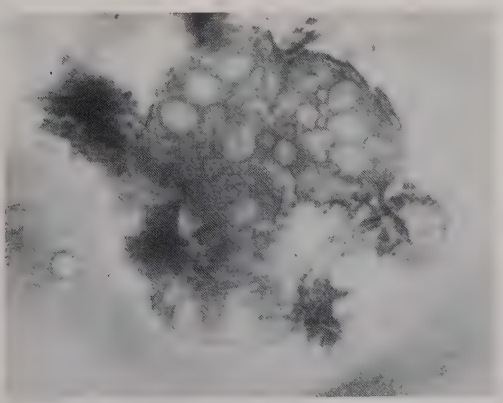


Abb. 15. (links) Antipodenkern mit Endochromozentren und Nukleolus, 4x Gerste × 4x Roggen, vier Tage nach der Bestäubung, 757mal vergrößert

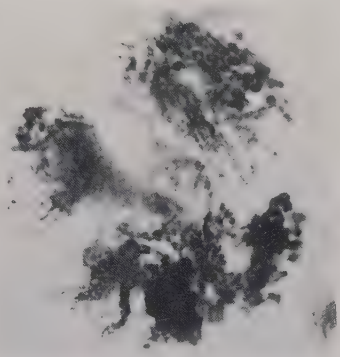
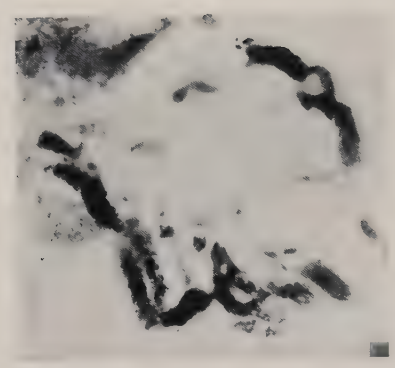


Abb. 16. (rechts) Antipodenkern mit Zusammenlagerungen homologer Chromosomen, 2x Gerste × 2x Roggen, vier Tage nach der Bestäubung, 757mal vergrößert



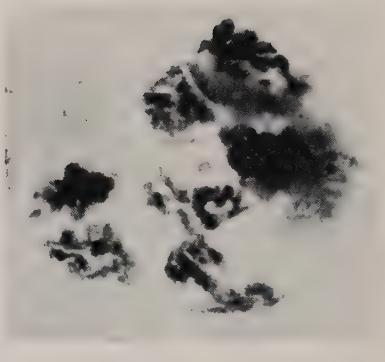


Abb. 17. (links) Riesenchromosomen, Ausschnitt aus einem Antipodenkern, 4x Gerste × 4x Roggen, sieben Tage nach der Bestäubung, 757mal vergrößert

Abb. 18. (rechts) Antipodenkern mit Bündeln von Riesenchromosomen, 4x Gerste × 4x Roggen, vier Tage nach der Bestäubung, 757mal vergrößert

Obwohl die Vermehrung der Antipodenzellen vor der Embryosackreife abgeschlossen war — für die Gerste sind einkernige Antipodenzellen typisch —, kam es, wenn auch selten, zu einer Kernvermehrung durch Zerfall oder mechanische Aufteilung eines großen Kerns in zwei kleinere. Der Kernteilung folgte keine Zellteilung. In beiden Tochterkernen lagen die zahlreichen locker spiralisierten Chromosomen frei über den ganzen Kernraum verteilt.

In diesen Untersuchungen konnten somit eine ganze Reihe typischer Endomitosestadien nachgewiesen werden. Eine Zählung der Chromosomen war allerdings nicht möglich, weil deren Zahl zu groß war. Es besteht jedoch kein Zweifel darüber, daß die Endomitose einen wesentlichen Prozeß der normalen Antipodenentwicklung bei der Gerste darstellt.

c) Die Größenvariation der Endospermkerne

In den Bastardsamen verläuft die Entwicklung des Endosperms wesentlich anders als in normalen Gerstensamen. Das Gerstenendosperm vermehrt sich, wie alle anderen Getreideendosperme auch, durch normale Mitosen, wobei durch zunächst synchron verlaufende freie Kernteilungen eine Coenocyte gebildet wird, aus der dann nach dem Einsetzen der Zellwandbildung das zelluläre Endosperm entsteht. Nach der Bestäubung mit Roggenpollen liegen die Endospermkerne ebenfalls in die den Embryosack auskleidende Plasmamasse eingebettet, jedoch vergrößern sich die Kerne im Gegensatz zu normalen Gerstenendospermkernen stark, und es entstehen sogar Riesenkerne von oft unregelmäßiger Form. Diese Zunahme des Volumens der Hybridendospermkerne erinnert an das gleichartige Verhalten der Antipodenkerne, die jedoch stets eine regelmäßige Kugel- oder Ellipsoidgestalt besitzen. Um die Unterschiede zwischen den Antipoden- und Endospermkernen zu veranschaulichen, soll zunächst die Variation der Kerngrößen im normalen und im Bastardendosperm dargestellt werden.

Am häufigsten wurden triploide Gerstenendospermkerne mit einem Volumen von etwa $90 \times 13{,}08\ \pi\ \mu^3$ beobachtet und die Größe der Endospermkerne variierte von $30 \times$ bis $350 \times 13{,}08\ \pi\ \mu^3$. In den Gerstenendospermen wurden

keine Kerne gefunden, deren Volumen das 350fache der Dimension überschritt, was darauf hindeutet, daß die ursprüngliche Polyploidiestufe beibehalten wird. Das hexaploide Endosperm, das in tetraploiden Gerstensamen entsteht, zeigt merkwürdigerweise fast die gleiche Variabilität in den Kerngrößen wie das triploide Endosperm (10 × bis 330 × 13,08 $\pi\,\mu^3$), und das Häufigkeitsmaximum liegt hier bei 70 × 13,08 $\pi\,\mu^3$ großen Kernen (Abb. 19). Entsprechend der Ver-

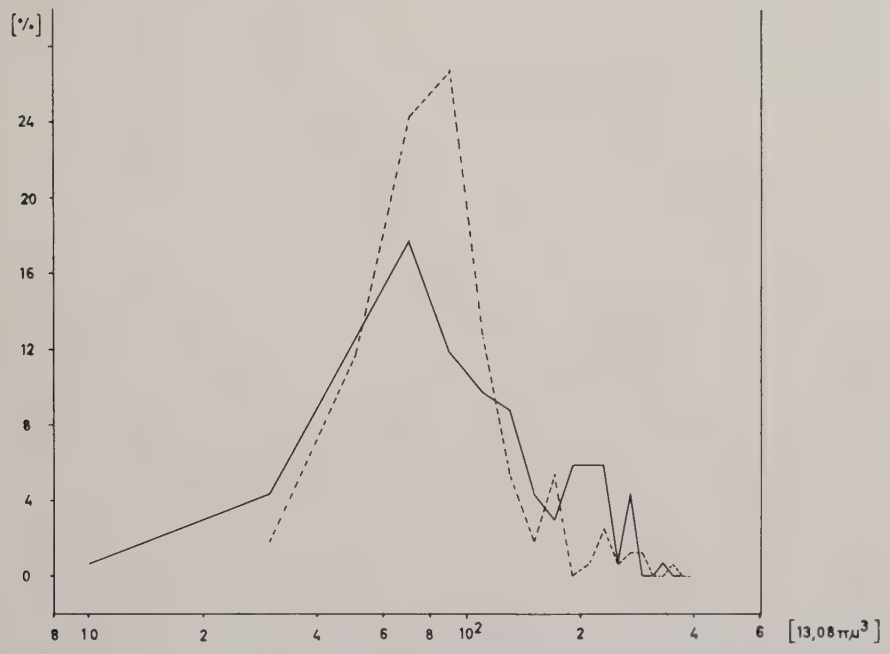


Abb. 19. Häufigkeitsverteilung der Endospermkerngrößen, 4x Gerste (geselbstet) —— n = 131, 2x Gerste (geselbstet) - - - - -, n = 159, vier Tage nach der Bestäubung

dopplung des Chromosomenmaterials sollte man im hexaploiden Endosperm eine Verschiebung der Häufigkeitsverteilung in die Richtung doppelt so großer Kerne erwarten. Dies konnte jedoch weder in den Schnittpräparaten noch in den Quetschpräparaten festgestellt werden, vielmehr lagen die Häufigkeitsmaxima der beiden Endospermkernarten nur wenig voneinander entfernt.

Ein ganz anderes Bild bietet das Endosperm nach der Kreuzung von Gerste mit Roggen. Die Kerne vermehren sich etwas langsamer als die normalen Gerstenendospermkerne (Tab. 2). In der Abbildung 20 sind die Häufigkeitsverteilungen der Kernvolumina aus der Kreuzung 2x ert-a^{23} × 2x Roggen für die Ruhekerne und die Teilungskerne (späte Prophase und Metaphase) eingetragen. Die Größe der Kerne nimmt kontinuierlich zu; die Häufigkeitsverteilung für die verschiedenen Kerngrößen bildet keine mehrgipflige Kurve, die auf ein rhythmisches Kernwachstum schließen ließe, sondern besitzt nur ein Maximum. In dem Größenbereich bis etwa 150 × 13,08 $\pi\,\mu^3$, auf den sich die überwiegende Zahl der Selbstungskerne verteilt, liegen nur etwa ein Fünftel der Hybridendospermkerne. Die meisten Bastardkerne werden um ein Vielfaches größer und ein Teil erreicht gegenüber normalen Endospermkernen sogar ein

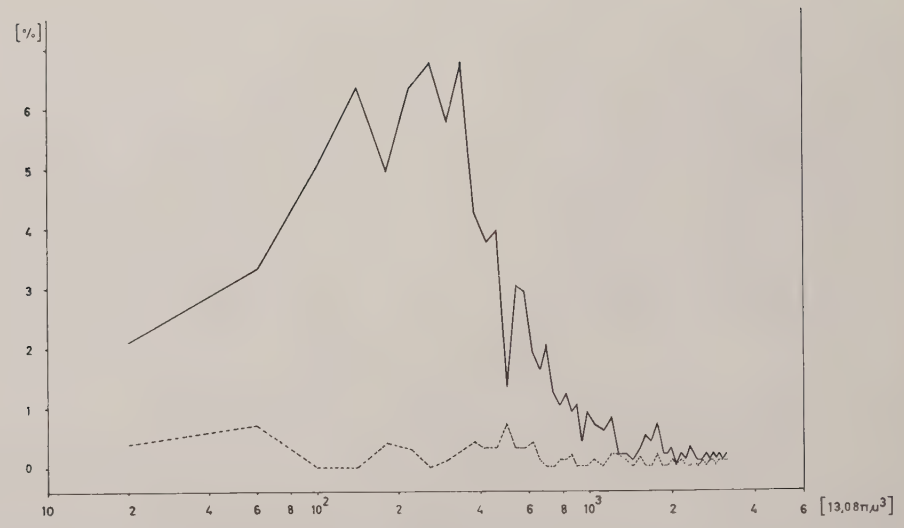


Abb. 20. Häufigkeitsverteilung der Endospermkerngrößen, 2x Gerste × 2x Roggen, Ruhekerne ———, n = 636, Teilungskerne - - - - -, n = 62

30- bis 40fach vergrößertes Kernvolumen. Diese Vergrößerung kann nicht mehr durch normale mitotische Kernteilungen erklärt werden, vielmehr sind hierfür besondere Prozesse anzunehmen, deren Verlauf an Hand von Quetschpräparaten untersucht worden ist.

d) Die Struktur der Bastardendospermkerne

In den Kernen des Bastardendosperms finden sich die Chromosomen in allen Stadien der Spiralisation, wie sie auch in einer normalen Mitose ausgebildet werden. Am häufigsten wurden Riesenkerne gefunden, deren Form von der Kugel oder dem Ellipsoid bis zu völlig unregelmäßiger Gestalt variierte. Einige waren mit grobkörnig erscheinender chromatischer Substanz so dicht angefüllt, daß Einzelheiten des inneren Baus nicht erkannt werden konnten. In anderen Kernen wurden feinfädige Strukturen mit unregelmäßig angeordneten Verdickungen beobachtet, die mehr oder weniger dicht im Kernraum verteilt und miteinander vernetzt waren. Nur in etwa einem Prozent der untersuchten Hybridendospermkerne war das Kerninnere mit feinkörnig aussehendem Chromatin homogen angefüllt (Abb. 21). In den Kernen lagen mehrere bis viele, oft sehr große vakuolisierte Nukleoli.

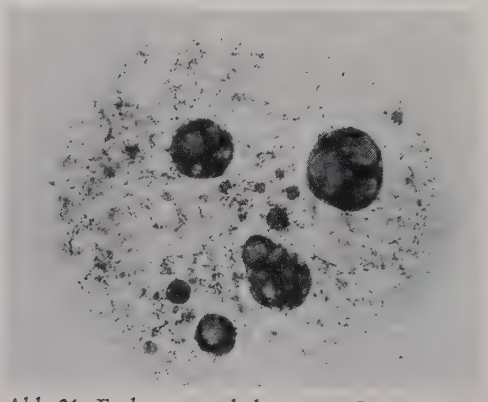


Abb. 21. Endospermruhekern, 2x Gerste × 2x Roggen, vier Tage nach der Bestäubung, 307mal vergrößert

In der Prophase (Abb. 22) traten die Fadenstrukturen deutlicher hervor; auch konnten parallel lie-

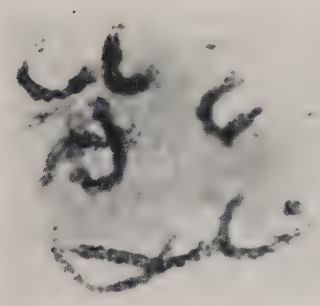
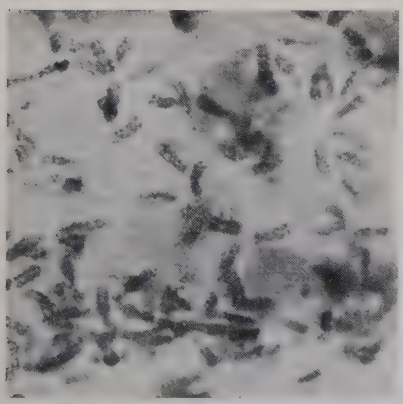


Abb. 22. (links) Endospermkern, Ausschnitt aus einem Kern in Prophase, 2x Gerste × 2x Roggen, vier Tage nach der Bestäubung, 1536mal vergrößert

Abb. 23. (rechts) Endospermkern in Prophase, Tochterchromosomen paarweise zusammengelagert, 2x Gerste × 2x Roggen, vier Tage nach der Bestäubung, 307mal vergrößert

gende Stränge gesehen werden, die mit zunehmender Spiralisation deutlich als Chromatiden eines Chromosoms zu erkennen waren. Diese Chromosomen hafteten des öfteren zu Bündeln von vier, acht oder mehr Chromosomen aneinander; meistens lagen jedoch die oft zahlreichen Chromosomen einzeln im gesamten Kernraum verteilt (Abb. 23). Andere Kerne besaßen die Struktur einer mitotischen Metaphase (Abb. 24).

In einem weiteren Typ von Kernen waren Teilungsspindeln ausgebildet, die jedoch nicht regelmäßig polarisiert waren. Abbildung 25 z.B. zeigt einen sich teilenden Kern, in dem im mittleren Bereich die Spindelfasern parallel laufen, an dem einen Ende jedoch sternförmig auseinandergehen und am gegenüberliegenden Pol völlig desorientiert sind. Im mittleren Teil führen die Chromosomen eine Anaphasebewegung durch, während an den Polen die Chromosomen ungeordnet vorliegen. Es ist anzunehmen, daß aus dieser sehr unregelmäßigen Anaphase zwei Tochterkerne hervorgehen werden, die geteilte und ungeteilte Chromosomen in unregelmäßiger Anzahl enthalten.



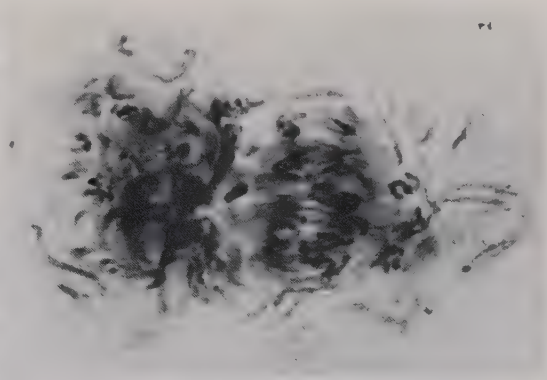


Abb. 24. (links) Polyploider Endospermkern mit einzeln liegenden Chromosomen, Ausschnitt aus einer Metaphaseplatte, 2x Gerste × 2x Roggen, vier Tage nach der Bestäubung, 757mal vergrößert

Abb. 25. (rechts) Endospermkernteilung mit unvollständiger Spindelfunktion, 2x Gerste × 2x Roggen, vier Tage nach der Bestäubung, 307mal vergrößert

Neben solchen starken Abweichungen von einer regelmäßigen Verteilung der Chromosomen auf die Tochterkerne kamen im Bastardendosperm häufig Kernteilungen mit geringeren Störungen vor. Hierbei blieben einzelne „Chromosomenpaare", die über die Metaphase hinaus zusammenhielten, wie auch Einzelchromosomen in der Anaphase zurück. Diese Chromosomen wurden dann nicht gleichmäßig auf die Tochterkerne verteilt.

In zahlreichen Fällen teilen sich die Kerne nur unvollständig, denn man findet häufig zwei in sich abgerundete Kerne, die durch breite Chromosomenbrücken miteinander verbunden sind. An der Entstehung dieser Brücken können mehrere bis viele Chromosomen beteiligt sein (Abb. 26 und 27). Während der weiteren Entwicklung und Verteilung der Kerne im Embryosack werden diese Brücken gelegentlich zu einer beträchtlichen Länge ausgezogen, bis sie schließlich zerreißen. In den Schnittpräparaten lagen dann zwei tropfenförmig gestaltete Kerne, die lang ausgezogenen spitzen Enden einander zugekehrt, und zwischen ihnen konnte keine verbindende Struktur mehr beobachtet werden. Gelegentlich erhalten sich die langgestreckten Brücken über mehrere Teilungsperioden hinweg, so daß die Kerne kettenförmig miteinander verbunden bleiben.

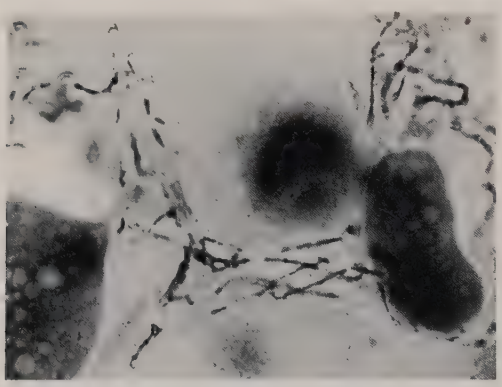


Abb. 26. Chromatinbrücke zwischen Tochterkernen im Endosperm, 2x Gerste × 2x Roggen, vier Tage nach der Bestäubung, 757mal vergrößert

In kleinem Umfang wurden auch tripolare Spindeln gefunden, die zum Abtrennen sehr kleiner Kerne führten und als deren Folge im Zusammenhang mit einer unvollständigen Kernteilung auch stark gelappte oder geteilte Hybridendospermkerne entstanden.

Ein beträchtlicher Teil der Bastardendospermkerne ist nicht größer als die normalen Gerstenendospermkerne; aber auch in diesen Kernen wurden keine regelmäßigen Mitosen gefunden. Meist blieben einzelne Chromosomen oder

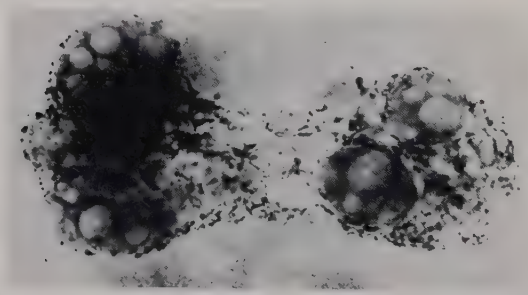


Abb. 27. (links) Breite Chromatinbrücke zwischen Tochterkernen im Endosperm, 2x Gerste × 2x Roggen, vier Tage nach der Bestäubung, 757mal vergrößert

Abb. 28. (rechts) Telophase im Endosperm mit Brücke, 2x Gerste × 2x Roggen, sieben Tage nach der Bestäubung, 757mal vergrößert

„Chromosomenpaare“ während der Anaphasebewegung zurück (Abb. 28), und es entstanden ungleichmäßig ausgebildete Tochterkerne, aus denen einzelne Chromosomenenden in das umgebende Plasma hineinragten. Die beobachteten Verteilungsstörungen an den kleinen Hybridendospermkernen deuten darauf hin, daß auch in diesen Kernen Reduplikationen des chromosomalen Materials vorangegangen waren und die Reduplikationsprodukte unregelmäßig verteilt wurden, wie dies für die vergrößerten Bastardendospermkerne, die in der Prophase regelmäßig „Chromosomenpaare“ zeigten, vermutet wurde.

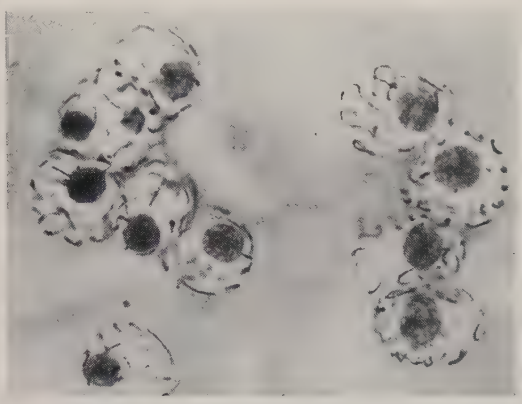


Abb. 29. Unvollständig getrennte Endospermkerne, 2x Gerste × 2x Roggen, vier Tage nach der Bestäubung, 307mal vergrößert

Vielfach fanden sich Kerne verschiedenen Spiralisationszustandes, die aus einer Reihe von kleinen runden Kernen perlschnurartig zusammengesetzt erschienen. Offenbar handelte es sich dabei um Produkte aus mehreren Teilungen, in denen die Tochterkerne sich nicht vollständig voneinander trennten, wobei aber doch jeder Kernteil die Tendenz hatte sich abzurunden. In der Abbildung 29 sind zwei Reihen von Endospermkernen abgebildet, deren vier bzw. fünf Kerne aneinander haften. Sämtliche Teilkerne, auch die beiden in der Nähe der Reihen frei liegenden, befinden sich im gleichen Spiralisationszustand, der dem einer Prophase entspricht.

In allen Spiralisationsstadien lagen die Mehrzahl der Chromosomen einzeln. Zuweilen jedoch fanden sich Assoziationen von zwei, vier und mehr Chromosomen, die zu Bündeln vereinigt waren. Es ist nicht zu entscheiden, ob nicht selbst durch das leichte Quetschen der Kerne ein Teil derartiger Chromosomengruppen auseinander gedrückt worden ist. In einigen Fällen waren jedoch die typischen sternförmigen Chromosomengruppen zu sehen, die für Endomitosen charakteristisch sind (Abbildung 30). Von dem hier gezeigten Kern sind zwei Komplexe sichtbar, die aus je 20 bis 25 Chromosomen bestehen. Weitere kleinere Gruppierungen sowie einzeln liegende Chromosomen waren außerdem vorhanden. Das Volumen dieses Kernes betrug 2625 × 13,08 $\pi \mu^3$; dieser Wert entspricht etwa einer dreimaligen Verdopp-

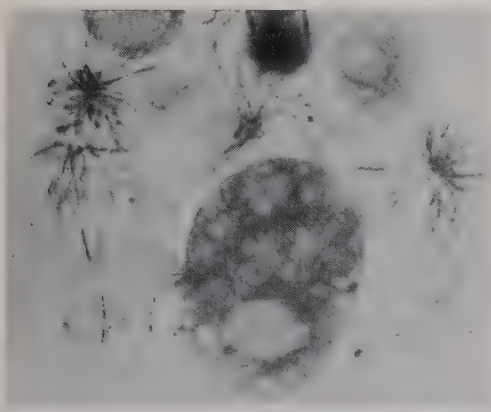


Abb. 30. Sternförmig zusammengelagerte Tochterchromosomen, 2x Gerste × 2x Roggen, vier Tage nach der Bestäubung, 757mal vergrößert

lung der maximalen Größe normaler Gerstenendospermkerne (vgl. Abb. 19). Nimmt man an, daß eine lineare Beziehung zwischen der Kerngröße und der Polyploidiestufe besteht, sowie ferner, daß solch ein sternförmiger Chromosomenkomplex aus den beiden im Hybridendosperm vorhandenen homologen Gerstenchromosomen entstanden ist, so müßte dieser Kern eigentlich größer sein, da vier bis fünf Verdopplungen stattgefunden haben dürften.

Die Chromosomenzahlen waren nicht genau zu bestimmen, da die vergrößerten Kerne bei stärkerem Quetschen völlig zerstört wurden. In einigen günstigen Kernen wurde eine Schätzung der Chromosomenzahlen versucht. In fünf kleineren Kernen variierten die Zahlen zwischen 26 und 31, einmal wurden etwa 18 und in einem anderen Kern 21 Chromosomen gefunden. In einigen größeren Kernen wurden mindestens 106 bzw. 132 Chromosomen gezählt. Diese hohen Chromosomenzahlen sowie die Größe vieler Kerne und das Ausbleiben einer Häufigkeitsverteilung mit mehreren Maxima und Minima lassen den Schluß zu, daß primär eine mehrmalige endomitotische Verdopplung der Chromosomenzahlen in den Endospermkernen vorkommt. Ein jeweiliger Verdopplungszyklus ist mit einem Spiralisationszyklus verbunden. Die Spindelbildung und die Anaphasebewegung jedoch bleiben entweder ganz aus, oder sie verlaufen unvollständig oder sogar völlig ungeregelt. Dadurch können die vergrößerten Kerne wieder in kleinere Portionen mit unregelmäßigen Chromosomenzahlen aufgeteilt werden. Es entstehen somit im Hybridendosperm Kerne verschiedenster Größe und Chromosomenzahl. Dieser Befund entspricht völlig der Erwartung, da das Verweben von Endomitosen und gestörten Mitosen, die alternierend oder auch jeweils für sich mehrmals hintereinander ablaufen können, eine typische diskontinuierliche Kerngrößenverteilung verwischt, so daß eine bestimmte Kerngröße nicht eindeutig einem Polyploidiegrad zugeordnet werden kann.

Ferner ist es für viele Endosperme eigentümlich, daß deren Kerne im Verlauf der Entwicklung und Differenzierung beträchtlich wachsen, ohne daß endomitotische Verdopplungen des chromatischen Materials daran beteiligt sind (GEITLER 1948). Die in den Dauerpräparaten beobachteten Riesenendospermkerne zeigten deutliche Anzeichen einer starken Vermehrung des Kernsaftes, und derartige Wachstumsvorgänge überlagern zusätzlich das Bild eines endomitotisch bedingten rhythmischen Kernwachstums, das dadurch noch unkenntlicher wird.

V. Der Einfluß verschiedener Behandlungsmethoden auf die Entwicklung der Bastardsamen

Voraussetzung für eine erfolgreiche Embryokultur ist, daß der Embryo eine gewisse Mindestgröße (etwa 500 μ) erreicht hat und daß die Differenzierung seiner Organe eingeleitet ist. Normalerweise entwickeln sich die Proembryonen nach der Kreuzung von Gerste und Roggen nicht so weit.

Es wurde deshalb untersucht: Läßt sich die Entwicklung der Bastardembryonen dadurch beeinflussen, daß für die Kreuzung Elternpflanzen benutzt werden, die aus gepfropften Samen aufwuchsen, und wirkt sich eine Behandlung des jungen Bastardsamens mit einer Nährlösung auf das Embryowachstum günstig aus. Die Pfropfungen zeigten keinerlei Einfluß, weder auf die Ausbildung

des Endosperms noch auf das Wachstum der Embryonen. Lediglich in der Kreuzung 2x ert-a[23] (zweimal gepfropft) × Primitivroggen, die außerdem auch mit Nährlösung behandelt worden war, blieben in einer Ähre drei Proembryonen noch bis zum dreizehnten Tag nach der Bestäubung am Leben. Auf welchen Einfluß dies zurückzuführen ist, kann man nicht sagen. Nach der Behandlung mit Nährlösung kollabierten die Samenanlagen einige Tage später als die Kontrollen.

a) Das Verhalten des Endosperms

In einigen Bastardsamen konnte nach der Behandlung mit Nährlösung eine verbesserte Endospermausbildung beobachtet werden. Der Anteil der vergrößerten Hybridendospermkerne an der Gesamtzahl der Endospermkerne war von 39,4% in den unbehandelten Kontrollen auf 11,6% in den behandelten Samenanlagen gesunken, und in vier Bastardsamen wurde sogar zelluläres Endosperm gefunden. Meist lagen kleine Inseln zellulären Endospermgewebes ventral seitlich von der Mediane in der Höhe der Antipodenregion und in der apikalen Ausbuchtung. Während in drei Samenanlagen nur sehr wenig zelluläres Endosperm beobachtet werden konnte, befand sich neun Tage nach der Bestäubung mit Roggenpollen in einem Fruchtknoten, dem jeden zweiten Tag äußerlich Nährlösung zugeführt worden war, ein großer Teil des Endosperms im Stadium der Zellwandbildung, und es konnten in dieser Samenanlage auch größere Bereiche zellulären Endosperms in den lateralen Regionen und in der apikalen Ausbuchtung des Embryosacks gesehen werden (Abb. 31), die einem normalen Gerstenendosperm im entsprechenden Stadium glichen. Im basalen Bereich war das Endospermplasma besonders reichlich entwickelt und besaß eine dichtere Struktur als in gleichalten unbehandelten Bastardsamen. Das Zellulärwerden erstreckte sich in diesem Embryosack jedoch nicht bis in die mikropylare Region. Dort lag oberhalb des Proembryos ein vergrößerter Endospermkern, und in seiner Nähe waren mehrere kleinere Kerne in das Endospermplasma eingebettet. In diesem Embryosack, aus dessen oberem Teil in der Abbildung 31 ein Ausschnitt dargestellt ist, kam neben dem zellulären Endosperm typisches nukleäres Hybridendosperm im basalen Bereich sowie nukleäres Endosperm vor, bei dem normal aussehende Kerne von lockerem, stark vakuolisiertem Endospermplasma umgeben waren. Die Weiterentwicklung des Endosperms nach der Behandlung mit Nährlösung ist zwar nicht sehr oft beobachtet worden; an unbehandelten Bastardsamen wurden jedoch nie auch nur Spuren von zellulärem Endosperm gefunden, obwohl dieses Material sehr viel größer war. Es steht

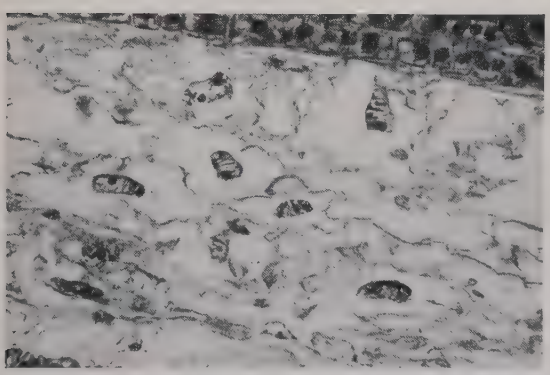


Abb. 31. Zelluläres Bastardendosperm, 2x Gerste (2x) × Primitivroggen, neun Tage nach der Bestäubung, nach wiederholter Behandlung mit Nährlösung, 256-mal vergrößert

somit fest, daß die Behandlung der sich entwickelnden jungen Bastardsamen mit einer Nährlösung die Endospermausbildung günstig beeinflußt.

b) Das Längenwachstum der Proembryonen

In den mit Nährlösung behandelten Samen blieben die Bastardproembryonen etwa zwei Tage länger am Leben, wurden dabei im Durchschnitt aber nicht größer als die in den unbehandelten Karyopsen. Die Daten sind in der Tabelle 3 zusammengestellt.

In den zwölf Versuchsreihen wurden bis zum neunten Tag nach der Bestäubung täglich, danach noch am elften und am dreizehnten Tag in der Regel je eine Ähre fixiert. In jeder Ähre waren zwischen 20 bis 30 Blüten bestäubt worden; ein Teil davon war jeweils unbefruchtet geblieben, so daß für die Schnittpräparate ungefähr zehn Fruchtknoten je Ähre übrig blieben. Die Zahl der auswertbaren Präparate verringerte sich zusätzlich noch durch Beschädigungen, die bei der Herstellung der Schnittpräparate eintraten. Auf diese Schwierigkeiten gründet sich die oft relativ kleine Zahl von Messungen.

Um ein Maß für die Lebensfähigkeit der Bastardproembryonen zu besitzen, wurde zunächst als Halbwertszeit der Tag ermittelt, an dem noch die Hälfte der Proembryonen einer Ähre am Leben war. Außerdem wurde die maximale Lebensdauer der Proembryonen und ihre Länge beim Absterben bestimmt. Fünf Tage nach der Bestäubung von 4x Opal B-Gerstenblüten mit Fourex-Roggenpollen war die Hälfte der Proembryonen einer Ähre in Auflösung begriffen; sie waren zu diesem Zeitpunkt durchschnittlich $85{,}6 \pm 7{,}5\ \mu$ lang. Am siebenten Tag lebte nur noch ein Proembryo, der jedoch auch schon Anzeichen der beginnenden Degeneration erkennen ließ. Nach der Behandlung mit Nährlösung (4x Opal B × Fourex [Nährlösung behandelt]) lebten nach acht Tagen noch zwei Drittel der Proembryonen und sie waren bis dahin im Durchschnitt $98{,}1 \pm 4{,}1\ \mu$ lang geworden. Am elften Tag existierte nur noch ein Proembryo von $162{,}9\ \mu$ Länge, und erst am 13. Tag war kein Embryo mehr am Leben. Nach der Kreuzung von einmal gepfropfter 4x Opal B-Gerste mit Fourex-Roggen wurden die Proembryonen nur acht Tage alt und erreichten eine Länge von $128{,}4\ \mu$. Trotz des geringen Materials und der starken Variabilität in der maximalen Lebensdauer und in der Größe der Proembryonen scheint sich jedoch ein günstiger Einfluß der Behandlung mit Nährlösung abzuzeichnen.

Da die Versuchsbedingungen — Pfropfung, Behandlung mit Nährlösung und Verwendung verschiedener Bastarde — sehr komplex sind, wurde eine statistische Beurteilung des Materials mit Hilfe von Regressionen zwischen der Länge der Proembryonen und der Zeit durchgeführt. Zu diesem Zweck transformierten wir die gemessenen Proembryolängen in natürliche Logarithmen und berechneten die Regressionskoeffizienten (Tab. 4). Nur in fünf der getesteten Kombinationen erwiesen sich die errechneten Regressionen als linear. Bei den übrigen waren zwar die b-Werte signifikant von Null verschieden, jedoch waren die Varianzen der Abweichungen der Proembryolängen vom jeweiligen Gruppenmittel signifikant größer als die Fehlervarianzen.

Von den fünf linearen Regressionen stellen nur drei eine vergleichbare Behandlungsserie dar (Abb. 32, I, II, III). Versuch I enthält die Ergebnisse der unbehandelten Kreuzung 4x Opal B × Fourex. Im Versuch II waren die Fruchtknoten während der ersten Entwicklungsstadien der Bastard-

Tabelle 4

Berechnung der Regressionen
der Proembryolänge in Abhängigkeit von der Zeit sowie Prüfung ihrer Signifikanz und Linearität

Kreuzungskombination	Regressionskoeffizient	F-Wert	Standardfehler des Regressionskoeffizienten	Linearitätstest	Streuung der Regressionsgeraden
1960 2x ert-a^{23} × 2x ert-a^{23} (1.—11. Tag)	0,1524	511,13**	± 0,0067	—	± 0,2350
1960 4x Gerste × 4x Gerste (1) (1.—11. Tag)	0,2368	195,26**	± 0,0170	—	± 0,3342
1960 2x ert-a^{23} × 2x Roggen (1.—9. Tag)	0,0866	97,34**	± 0,0088	—	± 0,2114
1960 2x ert-a^{23} (1x) × *Secale cereale* (P) (1.—7. Tag)	0,1547	141,51**	± 0,0130	—	± 0,1540
1960 2x ert-a^{23} (2x) × 2x Roggen (1.—11. Tag)	—0,0104	4,00*	± 0,0051	—	± 0,1425
1959 2x ert-a^{23} (1x) × 2x Roggen (1x) (1.—13. Tag)	0,0943	249,68**	± 0,0060	—	± 0,1800
1960 2x ert-a^{23} (1x) × 2x Roggen (1x) (1.—9. Tag)	0,0120	4,19*	± 0,0058	—	± 0,1435
1960 2x ert-a^{23} (1x) × *Secale cereale* (P) (5.—9. Tag) —Nährlösg. beh.—	0,0980	88,61**	± 0,0104	—	± 0,1237
1960 2x ert-a^{23} (2x) × *Secale cereale* (P) (5.–13. Tag) –Nährlösg. beh.–	0,0921	223,30**	± 0,0062	+	± 0,1473
1959 4x ert-a^{23} × Fourex (1.—6. Tag)	0,1941	123,80**	± 0,0174	+	± 0,1646
1960 4x ert-a^{23} × Fourex (1.—11. Tag)	0,0732	24,34**	± 0,0148	—	± 0,2398
1960 4x Opal B × Fourex (1.—7. Tag)	0,1692	9,29**	± 0,0175	+	± 0,1643
1960 4x Opal B (1x) × Fourex (1.—11. Tag)	0,0494	18,33**	± 0,0115	+	± 0,2280
1960 4x Opal B × Fourex (4.—11. Tag) —Nährlösg. beh.—	0,0945	37,94**	± 0,0153	+	± 0,1676

(1) = Zusammengefaßte Beobachtungen aus den Kreuzungen 4x Kenia × 4x Kenia, 4x Balder × 4x Balder und 4x Opal B × 4x Kenia. (1x) = Embryo auf den Endospermkörper des Kreuzungspartners gepfropft. (2x) = Gerstenembryo von Samen einer einmal gepfropften Pflanze im nächsten Jahr erneut auf Roggenendosperm gepfropft. (P) = Primitivroggen. —Nährlösg. beh.— = Vom zweiten Tag nach der Bestäubung Fruchtknoten an jedem zweiten Tag äußerlich mit Nährlösung behandelt.

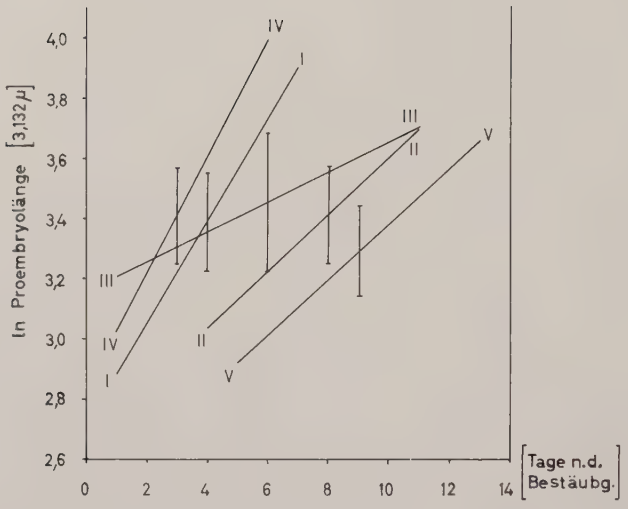


Abb. 32. Beziehungen zwischen der Länge der Proembryonen und der Zeit.

I.	1960	4x Opal B × Fourex	$y = 2{,}7171 + 0{,}1692x$ $s_R = \pm 0{,}1643$
II.	1960	4x Opal B × Fourex (Nährlösung behandelt)	$y = 2{,}6588 + 0{,}0945x$ $s_R = \pm 0{,}1676$
III.	1960	4x Opal B (1x) × Fourex	$y = 3{,}1601 + 0{,}0494x$ $s_R = \pm 0{,}2280$
IV.	1959	4x ert-a^{23} × Fourex	$y = 2{,}8336 + 0{,}1941x$ $s_R = \pm 0{,}1646$
V.	1960	2x ert-a^{23} (2x) × Primitivroggen (Nährlösung beh.)	$y = 2{,}4620 + 0{,}0921x$ $s_R = \pm 0{,}1473$

samen mehrmals mit Nährlösung behandelt worden. Im Versuch III waren die Gerstenkeimlinge vor der Aussaat der Elternpflanzen auf Fourex-Endosperm gepfropft worden. In der unbehandelten Kreuzung I wuchsen die Proembryonen am schnellsten, stellten aber am frühesten ihr Wachstum ein. In den Versuchen II und III entwickelten sich die Proembryonen langsamer und blieben deshalb im Durchschnitt auch kleiner, lebten jedoch einige Tage länger als die in den unbehandelten Karyopsen (I). Eine Ausnahme bildete ein Same aus dem Versuch III, der nach elf Tagen 162,9 μ lang war. Im Versuch V verläuft die Wachstumskurve der Proembryonen ähnlich wie im Versuch II; beide Versuche haben eine Behandlung mit Nährlösung gemeinsam, wenn auch die verwendeten Elternsorten sich voneinander unterscheiden. Am schnellsten von allen fünf Versuchen wuchsen die ebenfalls unbehandelten Proembryonen der 1959 durchgeführten Kreuzung 4x ert-a^{23} × Fourex (IV).

Die Steigungen der fünf Regressionsgeraden sowie deren Schnittpunkte mit der Ordinate wurden gegeneinander getestet und die Signifikanz der Differenzen bestimmt (Tab. 5). Die Wachstumskurven der Versuche I, II und III unterscheiden sich alle signifikant voneinander. Unterschiede bestehen im Anstieg der Regressionsgeraden sowie in ihren Schnittpunkten mit der Ordinate; lediglich die Regressionen der Versuche I und II besitzen nur eine verschiedene

Tabelle 5

Vergleich des Längenwachstums

der Proembryonen (y = a + bx) zwischen den Kreuzungskombinationen I bis V

		II y = 2,6588 + 0,0945 x 1960 4x Opal B × Fourex —Nährlösg. beh.—		III y = 3,1601 + 0,0494 x 1960 4x Opal B (1x) × Fourex		IV y = 2,8336 + 0,1941 x 1959 4x ert-a^{23} × Fourex (1.—6. Tag)		V y = 2,4620 + 0,0921 x 1960 2x ert-a^{23} (2x) × *Secale cereale* (P) —Nährlösg. beh.— (5.—13. Tag)	
		a	b	a	b	a	b	a	b
I	y = 2,7171 + 0,1692 x 1960 4x Opal B × Fourex (1.—7. Tag)	t = 1,4 P = 16,5 %	t = 3,2 P = 0,25 %	t = 9,9 P = < 0,1 %	t = 5,7 P = < 0,1 %	t = 3,3 P = 0,18 %	t = 1,0 P = 31,9 %	t = 9,0 P = < 0,1 %	t = 4,1 P = < 0,1 %
II	y = 2,6588 + 0,0945 x 1960 4x Opal B × Fourex —Nährlösg. beh.— (4.—11. Tag)			t = 9,9 P = < 0,1 %	t = 2,3 P = 2,5 %	t = 4,1 P = < 0,1 %	t = 4,3 P = < 0,1 %	t = 5,2 P = < 0,1 %	t = 0,1 P = 92,0 %
III	y = 3,1601 + 0,0494 x 1960 4x Opal B (1x) × Fourex (1.—11. Tag)					t = 7,1 P = < 0,1 %	t = 6,9 P = < 0,1 %	t = 17,0 P = < 0,1 %	t = 3,3 P = > 0,1 %
IV	y = 2,8336 + 0,1941 x 1959 4x ert-a^{23} × Fourex (1.—6. Tag)							t = 12,2 P = 0,1 %	t = 5,5 P = 0,1 %

(P) = Primitivroggen. (1x) = Gerstenembryo auf Roggenendosperm gepfropft. (2x) = Gerstenembryo von Samen einer einmal gepfropften Pflanze im nächsten Jahr erneut auf Roggenendosperm gepfropft. —Nährlösg. beh.— = Vom zweiten Tag nach der Bestäubung Fruchtknoten an jedem zweiten Tag äußerlich mit Nährlösung behandelt.

Steigung. Die Aussagen über die Unterschiede der Schnittpunkte mit der Ordinate dürfen jedoch nicht allzu hoch bewertet werden; denn die Regressionen wurden nicht vom Tage Null an bestimmt. Die Schnittpunkte wurden lediglich rechnerisch ermittelt.

In den meisten Versuchsserien fiel der Linearitätstest negativ aus. Das beruht auf einer unerwartet starken Streuung der Meßwerte, so daß man fragen muß: Verursachen nicht eventuell schon verschieden große Eizellen die beobachtete starke Variabilität der Proembryolängen? Da jeder Embryo für die Präparation getötet werden muß und daher nur einmal gemessen werden kann, beruhen die einzelnen Messungen einer Versuchsserie auf den Beobachtungen an Samenanlagen ganz verschiedener Ähren, unter Umständen sogar verschiedener Mutterpflanzen, die ihrerseits sich auch in einem unterschiedlichen physiologischen Zustand befinden können. Es war daher zu prüfen, ob die gefundene Variabilität der Proembryolängen darauf zurückgeführt werden kann, daß die Eizellen schon vor der Befruchtung verschieden groß sind. Da der Pollenkern die Eizelle schon in den ersten vier Stunden nach der Bestäubung befruchtet und die Zygote nach vier Stunden noch einzellig ist, wurden die im Sommer 1961 fixierten Samenanlagen unter dem Gesichtspunkt der Eizellengröße noch einmal ausgewertet. In den Tabellen 6 und 7 werden lediglich die vier Stunden nach der Bestäubung ermittelten Zygotenlängen miteinander verglichen. Der in der Tabelle 6 zusammengestellte Test umfaßt verschiedene Ähren einer Sorte. Tatsächlich bestehen bis auf eine Ausnahme signifikante Unterschiede in der An-

Tabelle 6

Vergleich der Zygotenlängen
in Kreuzungen zwischen Gerste × Gerste und Gerste × Roggen nach der Verwendung diploider Eltern.
1961, 4 Stunden nach der Bestäubung

	2x ert-a^{23} × 2x Roggen 19,17 ± 0,51	2x ert-a^{23} (1x) × 2x Roggen 13,79 ± 0,49	2x ert-a^{23} (1x) × 2x Roggen —Gibboe beh.— 22,05 ± 6,69
2x ert-a^{23} × 2x ert-a^{23} 15,75 ± 0,84	t = 3,5 P = < 1 %	t = 2,0 P = > 5 %	t = 5,7 P = < 0,1 %
2x ert-a^{23} × 2x Roggen 19,17 ± 0,51		t = 7,6 P = < 0,1 %	t = 3,4 P = < 1 %
2x ert-a^{23} (1x) × 2x Roggen 13,79 ± 0,49			t = 9,8 P = < 0,1 %

Die Zygotenlängen ($\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$) sind in Meßeinheiten angegeben. Zur Umrechnung in μ muß mit dem Faktor 3,132 multipliziert werden.

—Gibboe beh.— = Fruchtknoten zwei Tage vor der Bestäubung äußerlich mit 100 ppm Gibberellinsäure behandelt.

Tabelle 7

Vergleich der Zygotenlängen
in Kreuzungen zwischen Gerste × Gerste und Gerste × Roggen nach der Verwendung tetraploider Eltern.
1961, 4 Stunden nach der Bestäubung

	4x ert-a^{23} × Fourex 15,33 ± 0,55	4x Opal B × Fourex 15,23 ± 0,58	4x ert-a^{23} × Fourex —IES beh.— 19,88 ± 0,30
4x Opal B × 4x Opal B 14,06 ± 0,40	t = 1,8 P = > 5 %	t = 1,5 P = > 5 %	t = 11,8 P = < 0,1 %
4x ert-a^{23} × Fourex 15,33 ± 0,55		t = 0,1 P = > 5 %	t = 7,8 P = < 0,1 %
4x Opal B × Fourex 15,23 ± 0,58			t = 7,2 P = < 0,1 %

Die Zygotenlängen ($\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$) sind in Meßeinheiten angegeben. Zur Umrechnung in μ muß mit dem Faktor 3,132 multipliziert werden.

—IES beh.— = Fruchtknoten zwei Tage vor der Bestäubung äußerlich mit 0,1%iger β-Indolylessigsäure behandelt.

fangsgröße der Proembryonen (= Zygotenlänge vier Stunden nach der Bestäubung). Die durchschnittlichen Zygotenlängen von Ähren zweier tetraploider Gerstensorten unterschieden sich nicht signifikant voneinander (Tab. 7). In diese Vergleiche sind auch je eine diploide und tetraploide Ähre mit einbezogen worden, denen zwei Tage vor der Bestäubung Wuchsstofflösungen äußerlich appliziert worden waren. In beiden Fällen sind die Zygoten nach vier Stunden bedeutend länger als die in den unbehandelten Fruchtknoten ($P = < 0{,}1\,\%$ in fünf Fällen und einmal $P = < 1\,\%$). Die gefundenen Differenzen sind deshalb für die Beurteilung der Eizellengröße zum Zeitpunkt der Befruchtung bedeutungsvoll, da selbst zwanzig Stunden nach der Befruchtung kein merkliches Wachstum der Zygoten festgestellt werden konnte (vgl. Tab. 1) und auch der 1960 an Hand einer unbestäubten 2x ert-a^{23}-Ähre berechnete Mittelwert der Eizellenlänge ($\bar{x} = 45{,}4$) im gleichen Größenbereich liegt wie die 1961 für vier Stunden nach der Bestäubung ermittelten Zygotenlängen. Es ist daher unwahrscheinlich, daß während der ersten vier Stunden der Pollen die Zygotenlänge beeinflußt. Somit dürfen wohl die errechneten Differenzen der Zygotenlängen als Spezifität der betreffenden Ähren angesehen werden. Ebenfalls darf angenommen werden, daß die Vergrößerung der Zygoten in den Wuchsstoffversuchen durch die Behandlung ausgelöst worden ist.

In natürliche Logarithmen transformiert beträgt die Differenz der Zygotenlängen (vier Stunden nach der Bestäubung) zwischen gepfropfter und ungepfropfter Gerste etwa 0,4 Meßeinheiten (Tab. 6). Wird dieser Wert als die maximale Differenz zwischen den Mittelwerten der Eizellenlängen zweier Ger-

stenähren angesehen und vergleicht man diesen Unterschied zwischen den Längen der Eizellen mit der Streuung der Einzelwerte um die Regressionsgeraden sämtlicher getesteter Kreuzungen, so stellt man fest, daß in fast allen Fällen diese Streuung geringer oder nur wenig größer als der Differenzwert 0,4 Meßeinheiten ist. Die beobachteten sehr großen Streuungen der Einzelwerte um die Regressionen (vgl. Tab. 4) sind also nicht größer als die mögliche ursprüngliche Differenz in der Größe der Eizellen. Daraus ist zu folgern, daß aus großen Eizellen hervorgehende Proembryonen während der gesamten erfaßten Entwicklungsperiode ihren Größenvorsprung beibehalten haben und daß umgekehrt die Proembryonen, die sich aus kleineren Eizellen entwickelten, während des gesamten Untersuchungszeitraums benachteiligt geblieben sind.

VI. Der Samenansatz nach Gerste × Roggen-Kreuzungen

Der größte Teil der 1959 und 1960 durchgeführten Kreuzungen ist für die histologischen Untersuchungen verwendet worden. Deshalb wurde der Samenansatz nach der Bestäubung von Gerste mit Roggen im Sommer 1961 noch einmal an einem größeren Material (4x = 12 848 Blüten, 2x = 8091 Blüten) nachgeprüft. Als „Ansatz" wurde der Anteil der Blüten bezeichnet, bei denen die Ausbildung einer Karyopse zumindest eingeleitet worden war. Nach der Bestäubung mit Roggenpollen wächst der Gerstenfruchtknoten zu einer kleinen länglichen Karyopse aus, die dann in einem frühen Entwicklungsstadium abstirbt. Alle diese „Schmachtkörner" einer gesunden Ähre (diejenigen der basalen und apikalen Blüten ausgenommen) werden etwa gleich groß. Zwischen den Bastardsamen verschiedener Ähren bestanden jedoch Größenunterschiede, wie auch zwischen den „Schmachtkörnern" innerhalb der weniger gut ausgebildeten Gerstenähren. Aus sämtlichen Kreuzungsversuchen ist kein einziger keimfähiger Bastardsame hervorgegangen. Die wenigen geernteten „Schrumpfsamen", die makroskopisch einen Keimling erkennen ließen, erwiesen sich als Selbstungen (etwa 0,1 % der Schmachtkörner). Der durchschnittliche Ansatz lag 1961 in den diploiden Kombinationen bei 57 % und in den tetraploiden Kreuzungen bei 38 % (1960 = 58 % bzw. 40 %). Zwischen den Kreuzungen mit gepfropften und denen mit normalen Eltern konnten keine gesicherten Unterschiede im Bastardsamenansatz bestimmt werden.

Auch nach der Bestäubung mit bestrahltem Pollen (Röntgenstrahlen: 1000 r, 1500 r und 2000 r) konnten keine besser ausgebildeten Samen oder ein höherer Ansatz (im Durchschnitt 31,9 %) erhalten werden, obwohl NISHIYAMA und IIZUKA (1952) bei Artkreuzungen innerhalb der Gattungen *Avena* und *Triticum* sowie REUSCH (1956, 1960) bei Kreuzungen zwischen *Festuca* und *Lolium* nach der Verwendung von bestrahltem Pollen eine bessere Ausbildung des Bastardendosperms beobachten konnten.

Auch eine äußerliche Behandlung von tetraploiden Gerstenfruchtknoten mit verschienen Wuchsstofflösungen (100 ppm Gibberellinsäure, 30 ppm Kinetin oder 0,1%ige β-Indolylessigsäure) nach der Kastration und am zweiten Tag nach der Bestäubung mit 4x Roggen schob lediglich den Zeitpunkt des Vertrocknens der jungen Bastardsamen um ein bis zwei Tage hinaus; keimfähige Samen entstanden jedoch nicht.

Da nach der Kreuzung von *Triticum carthlicum* mit *Secale vavilovii* gut entwickelte Bastardsamen entstehen (KROLOW 1964), wurden auch 1185 Gerstenblüten mit *Secale vavilovii*-Pollen bestäubt. Der Ansatz stieg zwar auf 72 %, jedoch entstand ebenfalls kein keimfähiger Bastardsame.

VII. Die frühe Samenentwicklung in Kreuzungen zwischen tetraploidem Weizen und tetraploidem Roggen

Die Kreuzbarkeit zwischen tetraploidem Weizen und tetraploidem Roggen scheint durch ähnliche Isolationsmechanismen beeinflußt zu sein, wie sie auch in den Gerste × Roggenkreuzungen vorkommen. In umfangreichen Bastardierungsversuchen konnten keine keimfähigen Samen geerntet werden (Krolow 1964). Deshalb wurde die frühe Samenentwicklung nach der Bestäubung von *Triticum carthlicum* mit tetraploidem Roggen an einem kleinen Material ebenfalls untersucht, das uns von Herrn Dr. Krolow freundlicherweise für die embryologische Analyse zur Verfügung gestellt wurde.

Auch hier wird die Eizelle befruchtet; eine Verschmelzung des zweiten Pollenkerns mit den beiden Polkernen konnte ebenfalls nicht direkt beobachtet werden. Die Teilungsgeschwindigkeit der Proembryozellen schien in den ersten Tagen derjenigen in den Proembryonen nach der Kreuzung von Gerste mit Roggen zu entsprechen. Später bestand jedoch ein wesentlicher Unterschied zwischen den beiden Gramineengattungskreuzungen. Die tetraploiden Weizen × Roggenproembryonen wurden größer als die Gerste × Roggenproembryonen. Sie erreichten sieben bis acht Tage nach der Bestäubung eine Länge von etwa 0,4 mm bis 0,5 mm und begannen sich zu differenzieren. Eine Embryokultur so großer Bastardproembryonen dürfte daher erfolgreich durchgeführt werden können. Dies wäre ein direkter Weg, um oktoploide *Triticale*-Formen herzustellen, in denen sich quantitativ die Weizen- und Roggengenome die Waage halten.

Das Bastardendosperm entwickelte sich sehr langsam, und nur im mikropylaren Bereich war eine geringe Vermehrung des Endospermplasmas zu beobachten. Fünf Tage nach der Bestäubung kleidete ein dünner Plasmawandbelag das Embryosackinnere aus. Am siebenten Tag der Entwicklung der Hybridsamen waren in einigen Embryosäcken fast keine Endospermreste mehr zu finden, und einen Tag später waren einige Samenanlagen schon vollständig kollabiert. Ähnlich wie nach der Kreuzung von Gerste mit Roggen wurde auch hier nur sehr wenig Endosperm ausgebildet. Ein großer Unterschied bestand jedoch zwischen den beiden Gramineengattungskreuzungen darin, daß in keiner Weizensamenanlage Endospermriesenkerne gefunden wurden. Die Kernvolumina stimmten in der Größenordnung mit denen der kleineren Bastardendospermkerne aus den Gerste × Roggenkreuzungen überein (15 × bis 400 × 40,96 $\pi\,\mu^3$).

Leider konnten keine Vergleiche der frühen Samenentwicklung mit Kreuzungen zwischen *Triticum carthlicum* und 2x Roggen oder *Secale vavilovii* durchgeführt werden. In diesen Bastardierungen entstanden keimfähige Samen (Krolow 1964). Während in den erstgenannten Kreuzungen nur einzelne keimfähige Schrumpfsamen geerntet wurden, war nach der Bestäubung mit *Secale vavilovii*-Pollen eine praktisch normale Endospermentwicklung und damit verbunden eine äußerlich gute Samenausbildung zu beobachten. Der Samenansatz war jedoch nach der Kreuzung mit *Secale vavilovii* signifikant geringer als nach der Verwendung von normalem Roggenpollen.

D. DISKUSSION

I. Die Beziehungen zwischen den einzelnen Geweben der sich entwickelnden Bastardkaryopse

Am Aufbau eines Getreidekorns sind diploide und triploide Gewebe beteiligt. Diploid sind der Embryo und das mütterliche Gewebe, die beide genetisch verschieden sind, triploid das Endosperm. Während der ersten Tage nach der Befruchtung ist auch Gametophytengewebe, dessen Zellkerne ursprünglich in der haploiden Phase vorliegen, an der Entwicklung beteiligt: Gemeint ist der bei den *Hordeae* charakteristische vielzellige Komplex von Antipoden. Jedes dieser Gewebe besitzt bestimmte Funktionen, deren koordiniertes Zusammenwirken eine normale Samenausbildung gewährleistet. Es ist der Verdacht aufgetreten, daß Koordinierungsstörungen die Ursache für die Hemmung der Bastardsamenentwicklung sein könnten. Um das zu untersuchen, hat man aber stets nur die Art der Ausbildung der Gewebe und den Zeitpunkt ihrer Degeneration bestimmt und die Größe und die Zahl der beteiligten Zellen und Kerne gemessen.

BRINK und COOPER (1944) sahen in der von ihnen gefundenen Antipodenvergrößerung ein besonderes Charakteristikum für den Beginn der normalen Entwicklung der Karyopse. Nach der Bestäubung mit arteigenem Pollen sollen die Antipoden zu einer spezifischen physiologischen Aktivität angeregt werden, und diese soll wiederum für das regelmäßige Ablaufen der Endospermkernteilungen verantwortlich sein. Die Antipoden geben nach dieser Meinung bestimmte Substanzen an das sich entwickelnde Endosperm ab, die für dessen Ausbildung notwendig sind. Nach der Kreuzung von Gerste mit Roggen soll dagegen keine Stimulation der Antipodenzellen erfolgen, und diese können dann keine spezifisch umgebildeten Nährstoffe in das junge Bastardendosperm entlassen. Die Folge davon sollen dann Hungererscheinungen im Endosperm und sekundär auch im Proembryo sein, dessen hauptsächliche Nahrungsquelle das Endosperm ist. Diese Erklärung der Degeneration der Bastardsamen stützt sich u. a. auf die klassischen Untersuchungen WESTERMAIERS (1890) und LÖTSCHERS (1905), die auf Grund der morphologischen Ausbildung und der Lage der Antipoden Rückschlüsse auf ihre Funktion ziehen.

Auf eine sekretorische Tätigkeit der Antipodenzellen deuten neben der Zellgestalt auch die häufig in ihnen zu beobachtenden Kernstrukturen hin, die schon OSTERWALDER (1898) bei *Aconitum napellus* aufgefallen waren und die ihn an die Strukturen in den Speicheldrüsen von *Chironomus* erinnerten.

Sollte das Mißlingen der Gattungskreuzungen auf einer sekretorischen Fehlleistung der Antipodenzellen beruhen, wie es BRINK und COOPER (1944) annehmen, dann müßte ein anomales Verhalten des Antipodengewebes und auch der Antipodenkerne nach der Bestäubung mit artfremden Pollen zu sehen sein. Nach den Untersuchungen BRINKS und COOPERS (1944) an Gerste verdoppelte sich das Volumen der Antipodenkerne nach der Bestäubung mit Gerstenpollen innerhalb von vier Stunden, während die Antipodenkerne nach der Kreuzung mit Roggen im gleichen Zeitraum nur knapp 50% größer wurden. Diese Beobachtungen wurden aber nur an einem kleinen Material durchgeführt und in den einzelnen Untersuchungsgruppen (unbefruchtet, geselbstet und mit Roggen gekreuzt) lag eine starke Variabilität der Meßwerte vor. THOMPSON

und JOHNSTON (1945) dagegen konnten keine derartig plötzliche Vergrößerung der Antipodenkerne in den ersten Stunden nach der Bestäubung feststellen. Auch in den vorliegenden Untersuchungen wuchsen die Antipodenkerne während der ersten 20 Stunden nach der Bestäubung mit Roggenpollen und nach der Befruchtung durch arteigenen Pollen fast gleichartig. Die meisten Antipodenkerne lagen in sämtlichen untersuchten Kombinationen etwa im gleichen Kerngrößenbereich (vgl. Abb. 10). Auch am vierten Tag wurden keine wesentlichen Unterschiede an den Antipoden zwischen der Bestäubung mit Gerstenpollen und der Kreuzung mit Roggen beobachtet (vgl. Abb. 21), und die Gerste× Gerstekombinationen zeigten keine größere Variabilität in der Kerngröße als die Gattungskreuzungen. Somit konnte die wesentliche morphologische Stütze für die Ansicht BRINKS und COOPERS nicht bestätigt werden. Es sei jedoch auf die Untersuchungen von BOYES und THOMPSON (1937) hingewiesen, in denen eine Vergrößerung der Antipodenzellen und -kerne direkt nach der Befruchtung in Kreuzungen verschiedenchromosomiger *Triticum*-Arten beobachtet worden war. Bei *Triticum aestivum* konnte MORRISON (1955) jedoch nur eine sehr geringe Volumenzunahme der Antipoden nach der Befruchtung feststellen, und er nimmt deshalb keinen bedeutenden Einfluß der Antipoden auf die Ernährung und die Ausbildung des Endosperms an. Andererseits vertritt BEAUDRY (1951) die Auffassung einer physiologischen Fehlleistung der Antipoden nach der Bestäubung von *Elymus virginicus* mit *Agropyron repens*-Pollen und stützt diese Meinung auf die Beobachtung, daß die unregelmäßigen vergrößerten Endospermkerne gehäuft in der medianen Region des Embryosacks, also in der Nähe der Antipoden, vorkommen. KIHARA und NISHIYAMA (1932) fanden nach *Avena*-Artkreuzungen ebenfalls ein dichteres Endospermzytoplasma in der Nähe der Antipoden und in dieser Region eine normalere Ausbildung des Endosperms, die sie auf die dort vorhandenen besseren Ernährungsbedingungen zurückführen.

Ob die Antipoden bei allen Pflanzen gleiche Funktionen ausüben, sei dahingestellt. SHADOWSKY (1926) räumt die Möglichkeit einer unterschiedlichen Bedeutung des Antipodengewebes bei verschiedenen Arten ein, vermutet aber für die Gramineen eine Beteiligung der Antipodenzellen am Nährstofftransport zum Embryosackinneren.

BRINK und COOPER (1944) sehen in der Fehlfunktion der Antipoden die unmittelbare Ursache für die abnorme Entwicklung des Bastardendosperms. Die beiden Autoren fanden im Bastardendosperm unregelmäßige Kernteilungen und als Folge davon gelappte, hantelförmige und langausgezogene Kerne sowie Metaphasen mit über 100 Chromosomen und schließlich die Auflösung des Bastardendosperms nach etwa einer Woche. Diese Beobachtungen sind unbestritten. Es ist aber die Frage, ob man sie wirklich als Folge einer Fehlfunktion der Antipoden deuten darf oder ob man nicht vielmehr die Ursache der Endospermdegeneration in der genetischen Struktur der Kerne selbst suchen muß, wie dies THOMPSON und JOHNSTON (1945) vermuten.

Der gleiche Entwicklungsmodus der Bastardsamen, wie er nach Gerste× Roggenkreuzungen beobachtet wird, ist offenbar noch weiter verbreitet und wurde ebenfalls nach der Bestäubung von *Hordeum jubatum* mit *Secale cereale*-Pollen (COOPER und BRINK 1944) und auch in anderen Gramineen-Artkreuzungen gefunden. Die auffallendsten Erscheinungen der Samendegeneration, das ab-

norme Verhalten der Endospermkerne und die zögernde Entwicklung dieses Gewebes wurden schon von KIHARA und NISHIYAMA (1932) in *Avena*-Artkreuzungen, von BEAUDRY (1951) nach der Bastardierung von *Elymus virginicus* und *Agropyron repens* und von REUSCH (1959b) an Kreuzungen zwischen *Festuca pratensis* und *Lolium perenne* gesehen. In anderen Angiospermenfamilien wurde ebenfalls nach Kreuzungen systematisch entfernt stehender Formen ein ähnliches Verhalten des Bastardendosperms gefunden, jedoch entsprechend den spezifischen embryologischen Verhältnissen etwas abgewandelt (BRINK und COOPER 1941, COOPER und BRINK 1940, 1945, HÅKANSSON 1956, JARANOWSKI 1962, KOSTOFF 1930, RAPPAPORT, SATINA und BLAKESLEE 1950, WANGENHEIM 1957).

Der Bastardproembryo selbst zeigt zunächst keine besonders einschneidenden Entwicklungsstörungen. Allenfalls ist die Zellteilungsrate gegenüber dem normalen Gerstenembryo etwas verlangsamt. Die normale Entwicklung eines Gerstenproembryos ist erstmals von NÖRNER (1881) ausführlich beschrieben worden. Er ordnete die gefundene Variation im Zellteilungsmuster der Proembryonen in drei Typen ein (vgl. Abb. 4, I, II, IV). MERRY (1941) beschrieb noch einen weiteren Typ (vgl. Abb. 4, III). Über das Auftreten regelmäßiger Zellteilungsmuster in den ersten Schritten der Entwicklung der Proembryonen liegen bei den Gramineen sich widersprechende Literaturangaben vor. Während MORRISON (1955) nach Untersuchungen an Weizenproembryonen eine bestimmte Anordnung schon der ersten Zellteilungen annimmt, finden RANDOLPH (1936) beim Mais, SOUÈGES (1924) bei *Poa* und MERRY (1941) bei der Gerste ein bestimmtes festgelegtes Zellteilungsmuster erst in einem späteren Stadium der Entwicklung. Unsere Beobachtungen decken sich mit den Angaben über die frühe Entwicklung der Proembryonen in der Weise, daß eine gewisse Variabilität der Anordnung der ersten Teilungen festgestellt wurde, die aber nicht über die in der Abbildung 4 dargestellten Abweichungen hinausgeht. Stets entsteht nach vier Teilungsschritten ein dreistöckiger Proembryo mit einem apikalen Zellquadranten. Die Zellteilungen laufen jedoch in den Bastardproembryonen etwas langsamer ab als in den normalen Gerstenproembryonen. Noch bevor die Proembryonen in die Phase der Embryodifferenzierung eintreten, kollabieren die Bastardkaryopsen. Zu diesem Zeitpunkt und auch schon etwas früher sind an den Proembryonen Anzeichen der beginnenden Degeneration zu erkennen. Das Zellplasma vakuolisiert mehr oder weniger, und oft ist auch schon die äußere Gestalt des Proembryos verändert. Als nächster Degenerationsschritt wird dann die Auflösung des Zellgefüges beobachtet. Meist bleiben die Proembryonen nur wenig über den Beginn der Auflösung des Endosperms hinaus am Leben. Sie sterben als letztes aller Gewebe des Embryosacks ab, und es sieht so aus, als ob die Bastardproembryonen einfach verhungerten.

Die mütterlichen Gewebe (Nucellus und Integumente) entwickeln sich nach der Bestäubung mit Roggenpollen in den ersten Tagen nicht wesentlich anders als in normalen Gerstensamen; es liegt auch kein Konkurrenzverhalten der einzelnen Gewebe vor, etwa derart, daß sich ein Gewebe auf Kosten eines anderen übermäßig vergrößert. Der Nucellus und die Antipodenzellen werden auch während der Entwicklung normaler Gerstensamen rückgebildet. Das Endosperm verhält sich schon von der ersten Kernteilung an abnorm und bildet kein funktionstüchtiges Gewebe. Die Degenerationsprozesse, die durch die Vakuolisierung

und die Auflösung der Kerne charakterisiert werden, beginnen im Endosperm und setzen sich in den anderen Geweben fort. Sicher ist der Vorgang der Samendegeneration komplexer Natur, und es bestehen die verschiedensten Wechselwirkungen, nicht zuletzt zwischen der stagnierenden Entwicklung des Bastardendosperms sowie dessen Auflösung und dem Zusammenfallen der Samenanlage. Unbestritten ist von allen Beobachtern dieses Typs der Samendegeneration, daß der Bastardproembryo bzw. -embryo nicht ursächlich an der Degeneration beteiligt ist, sondern als „Säugling" des Endosperms den Hungertod stirbt (Beaudry 1951).

II. Ernährungsstörungen als Ursache der Samendegeneration

Normalerweise füllt das Endosperm den Innenraum der Samenanlage aus, und es besteht eine positive Korrelation zwischen der vorhandenen Endospermmenge und der Samenqualität. Die mangelhafte Ausbildung des Bastardendosperms, die von Cooper und Brink (1944) auf die Fehlleistung der Antipoden zurückgeführt wird, könnte jedoch durchaus auf einer ungeeigneten Ernährung beruhen, ohne daß die Antipoden daran beteiligt sind.

Tatsächlich ist es gelungen, die Entwicklung des Bastardendosperms durch Zuführung von Nährlösung etwas zu normalisieren: Wie oben dargestellt, ist in einigen Fällen ein Zellulärwerden des Bastardendosperms ausgelöst worden. Diese Tatsache erlaubt jedoch keine Entscheidung darüber, ob für die Fehlentwicklung des Endosperms nach der Befruchtung durch artfremden Pollen ein prinzipieller Nährstoffmangel oder das Ausfallen spezifischer Stoffe verantwortlich zu machen ist. Es ist sehr wahrscheinlich, daß der in der Nährlösung enthaltene Hefeextrakt einen spezifischen Faktor enthält, dessen Anwesenheit die Voraussetzung für eine normale Teilung der Endospermkerne sowie für die Ausbildung von Zellwänden darstellt. Es wäre also durchaus denkbar, daß man die Endospermausbildung von außen steuern kann, und daraus könnte sich wiederum ein günstiger Einfluß auf den Embryo ergeben.

Durch eine zusätzliche Nährstoffversorgung wird also eine normalere Entwicklung des Bastardendosperms induziert; unter diesen Bedingungen leben die Hybridproembryonen einige Tage länger, und die Karyopsen kollabieren später als ohne Behandlung. Nach der Kreuzung von tetraploider Gerste mit tetraploidem Roggen blieben die Karyopsen ebenfalls etwa zwei Tage länger turgeszent, wenn die Fruchtknoten kurze Zeit nach der Kastration und am zweiten Tag nach der Befruchtung mit Wuchsstofflösung behandelt wurden. Es ist anzunehmen, daß in ihnen die Proembryonen ebenfalls länger leben und größer werden. Dies ist von uns nicht geprüft worden, jedoch fand Henriksson (persönliche Mitteilung) über 1000 μ große Gerste $\times$ Roggenembryonen in mit Wuchsstoffen behandelten Bastardsamen. Auch ihr gelang es jedoch nicht, selbst nach Anwendung der Embryokultur, lebensfähige Bastardpflanzen aufzuziehen. Eine günstige Wirkung von Gibberellinsäure auf die Hybridsamenausbildung nach Kreuzungen zwischen autotetraploiden Gersten mit ihren diploiden Ausgangsformen konnte auch von Larter und Enns (1960) beobachtet werden. Sie erhielten nach einer Dauerbehandlung mit Gibberellinsäure während der frühen Samenentwicklung etwa dreimal größere Bastardembryonen als in den Kon-

trollen. In ihrem Differenzierungsstadium waren sie durchaus normalen Embryonen vergleichbar und konnten erfolgreich in vitro kultiviert werden.

Im Gegensatz zu den Kreuzungen zwischen *Hordeum vulgare* und *Secale cereale* werden bei Verwendung von *Hordeum jubatum* bzw. *Hordeum depressum* als Kreuzungspartner die Embryonen größer und sind weiter differenziert, so daß es möglich ist, sie auf künstlichem Nährmedium zu kultivieren und sogar die Hybriden bis zur Blüte zu bringen (BRINK, COOPER und AUSHERMAN 1944, WAGENAAR 1959, MORRISON, HANNAH, LOISELLE und SYMKO 1959). Daraus ist zu ersehen, daß prinzipiell keine Unverträglichkeit zwischen dem Gersten- und dem Roggengenom besteht und daß tatsächlich durch die Art der Ernährung bestimmte Entwicklungsprozesse gefördert oder gehemmt werden können.

Sicher wird die Ausbildung der Hybridsamen auch durch die Temperatur und die herrschende Luftfeuchtigkeit während der Entwicklung beeinflußt. POPE (1943) fand z.B. eine starke Temperaturabhängigkeit der normalen Gerstenembryo- und Endospermausbildung. Als Optimum sieht er eine Temperatur von 30 °C während der frühen Samenentwicklung an. Auch REUSCH (1959c) findet die Endospermwachstumsrate in Kreuzungen zwischen *Lolium perenne* und *Festuca pratensis* durch Temperatur und Luftfeuchtigkeit beeinflußt. Während in unseren Versuchen der durchschnittliche Samenansatz in den Kreuzungen zwischen Gerste und Roggen nach der Verwendung diploider Eltern nur knapp 60% beträgt, berichten andere Autoren über einen wesentlich höheren Ansatz (90% bei QUINCKE 1940, 80% bei THOMPSON und JOHNSTON 1945). Die Ursachen dieser Unterschiede könnten in den jeweiligen Witterungsbedingungen zu suchen sein. Auf den Einfluß der Umwelt ist wohl auch die unterschiedliche Größe der unbefruchteten Eizellen zurückzuführen, die sich wiederum auf die Länge der Proembryonen auswirkt. Von allen diesen Faktoren hängt es also ab, wie groß der Embryo wird. Gelänge es, alle Umweltfaktoren so zu kombinieren, daß der Embryo etwa 0,5 mm lang wird, dann müßte es möglich sein, mit Hilfe der Embryokultur Bastardpflanzen heranzuziehen.

III. Die Rolle von Mitosis und Endomitosis bei der Differenzierung des Antipodengewebes und der Entwicklung des Bastardendosperms

Seit dem Bekanntwerden der Untersuchungen GEITLERS und seiner Schüler (Literatur bei GEITLER 1953) über die Vermehrung des chromosomalen Materials in den Kernen ausgebildeter Organe sowie zahlreicher Berichte anderer Autoren über das Vorkommen innerer Polyploidisierungen in den verschiedensten Geweben (es seien hier nur einige ältere Arbeiten genannt: HERTWIG 1935, GENTCHEFF und GUSTAFSSON 1939, LEVAN 1939, PAINTER und REINDORP 1939, BERGER und WITKUS 1946, GRELL 1946, HUSKINS 1947) ist die Vorstellung von der Einheitlichkeit des genetischen Materials aller somatischen Zellen eines Organismus der Auffassung von der Heterogenität des Somas gewichen. In vielen Fällen charakterisieren vergrößerte Kerne mit typischen Strukturen die Zellen ausdifferenzierter Gewebe, insbesondere solcher mit sekretorischer Wirksamkeit.

Gerade die Antipoden zeigen besonders typische und auffallende Riesenkerne mit allen Konsequenzen der Endomitose, wie z.B. Chromosomenbündel und pflanzliche Riesenchromosomen. Derartige Strukturen waren schon OSTER-

WALDER (1898) in den Antipodenkernen von *Aconitum napellus* aufgefallen. Einzelheiten endomitotischer Kernstrukturen sind seitdem an den Antipoden zahlreicher Objekte ganz verschiedener systematischer Stellung beschrieben und gedeutet worden: Bei *Papaver* (HASITSCHKA 1956), *Aconitum* und *Clivia* (TSCHERMAK-WOESS 1956 und 1957), *Eranthis, Helleborus, Anemone, Corydalis, Dicentra, Kleinia, Eupatorium* und *Othonna* (HASITSCHKA-JENSCHKE 1959). BRINK und COOPER (1944) berichteten über Antipodenkerne bei *Hordeum jubatum*, die sehr viele Chromosomen bzw. 14 Riesenchromosomen enthielten. HÅKANSSON (1948) vermutete endomitotische Polyploidisierung in den Antipodenkernen von *Poa alpina*, und MORRISON (1955) beobachtete in den Antipodenkernen von *Triticum aestivum* Strukturen, die auf das Vorkommen von Endomitosen hinwiesen.

Eine Vergrößerung bis auf das Mehrfache des normalen Volumens wurde auch in der vorliegenden Arbeit an den Antipodenkernen von *Hordeum vulgare* beobachtet. Nach Anwendung einer Alkohol-Eisessig-Fixierung und Färbung mit Karminessigsäure wurde es klar, daß sich in den Antipodenkernen die verschiedensten Stadien und Erscheinungsformen der Endomitose nachweisen lassen. Die einzelnen Strukturtypen erklären sich aus dem Nebeneinander von spiralisierten und nichtspiralisierten Chromosomen, wobei jeweils die Paarung völlig ausbleiben kann oder nur die heterochromatischen Partien oder auch die Chromosomen in ihrer ganzen Länge gepaart sein können. Vollkommene Entspiralisation bei völligem Ausbleiben einer Paarung erklärt das Auftreten von Kernen, die mit feinverteiltem Chromatin homogen angefüllt sind. Ist nur das Heterochromatin spiralisiert und gepaart, dann entstehen die typischen Chromozentrenkerne; sind entspiralisierte Chromosomen über längere Strecken gepaart, dann werden „Riesenchromosomen" gebildet, die entfernt an die Riesenchromosomen der Dipteren erinnern. Spiralisierte Chromosomen können entweder vollständig ungepaart vorliegen, dann resultieren Kerne mit zahlreichen freien Chromosomen. Erfolgt die Paarung jedoch nur in der Centromerregion, dann entstehen sternförmig angeordnete Chromosomenassoziationen; paaren sich die Chromosomen über eine längere Strecke, dann bilden sich zopfartig verschlungene Chromosomenbündel. Diese Strukturtypen sind die gleichen, die auch HASITSCHKA (1956) an *Papaver rhoeas* erstmals beschrieben und erklärt hat. Das Verhalten der Antipodenkerne ist von der Befruchtung der Eizelle und des Endosperms unabhängig, denn sie stellen Bildungen des Gametophyten dar. Die beschriebenen Kerntypen sind also normale Strukturen, die offenbar in Beziehung zur Funktion der betreffenden Zellen stehen. Wie bei vielen anderen sekretorisch aktiven Geweben dürfte demnach auch bei den Antipoden der Gerste eine Vermehrung der chromatischen Substanz der Anpassung an ihre spezifische Funktion voran- bzw. parallelgehen.

Im Gegensatz zu den Antipodenkernen vermehren sich die Endospermkerne in normalen Gerstensamen durch Mitosen. Die Kerne bleiben klein, die Spindeln sind regelmäßig ausgebildet, und die Chromosomenzahl bleibt konstant. Im Bastardendosperm jedoch, das nach der Kreuzung diploider Eltern wahrscheinlich aus zwei Gerstengenomen und einem Roggengenom aufgebaut ist, treten von Anfang an zahlreiche Störungen in den Teilungen auf. Es gibt auch Mitosen, häufig jedoch mit nachhinkenden Chromosomen und unregelmäßigen Spindeln; auch Riesenkerne werden schließlich ausgebildet. Darauf

wiesen schon COOPER und BRINK (1944) hin. THOMPSON und JOHNSTON (1945) fanden schon zwei Tage nach der Bestäubung mit Roggenpollen Kerne im Endosperm, die größer als selbst der Embryo waren.

Mit Hilfe der für den Zellkern spezifischen Karminmethode konnten die Anomalien, die im sich entwickelnden Hybridendosperm auftreten, eingehender untersucht werden. Die Vermehrung des Chromatins scheint nicht gestört zu sein, so daß die Reduplikation des chromosomalen Materials unverändert abläuft. Die Spindelbildung ist jedoch hochgradig gestört: Die Spindelfasern können multipolar angeordnet oder völlig desorientiert sein, oder es wird überhaupt keine Teilungsspindel mehr ausgebildet. Dadurch entstehen Kerne mit zahlreichen Chromosomen, die sekundär wieder in kleinere Kerne mit unregelmäßigen Chromosomenzahlen aufgeteilt werden. Häufig teilen sich die Kerne nur unvollständig, so daß die Tochterkerne durch breite Brücken miteinander verbunden bleiben oder passiv durch die Plasmaströmung getrennt werden. Die Teilung der Kerne im Bastardendosperm ist also mehr oder weniger stark gestört oder ganz gehemmt, während die Vermehrung der Chromosomensubstanz offenbar normal erfolgt.

Es ist nun die Frage zu stellen: Darf ein derartiges Verhalten als Endomitose bezeichnet werden? Die beobachteten Erscheinungen zeigen alle eine gewisse Parallelität zu den Prozessen, die während der Differenzierung des Antherentapetums von *Antirrhinum majus* ablaufen (MECHELKE 1952). CARNIEL (1952) sieht in dem Wirken einer Spindel das entscheidende Kriterium für eine Mitose. Demnach sollten die oben geschilderten Vorgänge als Mitosehemmungen betrachtet werden. Man kann aber auch andererseits eine Endomitose als eine Chromatinvermehrung ohne Kernteilung definieren, und somit hängt die Antwort auf unsere Frage, ob hier Endomitosen vorliegen, von der verwendeten Definition des Endomitosebegriffs ab.

Es werden aber auch in den Kernen des Gerste × Roggenendosperms Strukturen gefunden, die auf eine Endomitose im engeren Sinne hinweisen. Gemeint sind die Riesenkerne, in denen die Chromozentren gepaart bleiben, während sich die Chromosomen spiralisieren, so daß vielstrahlige „Chromosomensterne" entstehen.

Im normalen Gerstenendosperm erfolgen die Kernteilungen sehr rasch aufeinander, und es muß in den Kernen eine große Aktivität des Eiweiß- und Nukleinsäurestoffwechsels vorliegen, damit stets ausreichend neues Material für die Verdopplungen der Chromosomen zur Verfügung steht. Die chromosomale Substanz in den Kernen des Hybridendosperms zeigt ebenfalls die Fähigkeit, sich stark zu vermehren; es erfolgen fortlaufend Reduplikationen, ohne daß sich die Kerne jedoch teilen. Die Kernteilungsrate hält also nicht mit der Verdopplung des Chromosomenmaterials Schritt, und es entstehen polyploide Kerne.

So ist also das Bastardendosperm das Produkt einer Mischung von Mitosen, Endomitosen und gehemmten Kernteilungen, oder anders ausgedrückt, es besteht eine Tendenz, Mitosen in Endomitosen umzuwandeln.

In somatischen Geweben tritt die Endomitose stets im Zusammenhang mit der Differenzierung der Zellen auf; dabei werden die Zellen an bestimmte Funktionen angepaßt. Das Auftreten der Endomitosen im Hybridendosperm könnte demnach auch als eine Verschiebung in der Differenzierungsrichtung oder

als eine Fehldifferenzierung aufzufassen sein. Oft entscheidet die Alternative, Mitose oder Endomitose, darüber, was aus einer Zelle wird. So konnte GEITLER (1941) bei der Untersuchung der Trichozytenbildung von *Trianea bogotensis* feststellen, daß nach den differentiellen Teilungen die weitere Entwicklung der Zellen durch Mitosen und Endomitosen bestimmt wird. Ähnliche Verhältnisse liegen auch bei der Entstehung der Spaltöffnungen in der Epidermis von *Sauromatum* (GEITLER 1953) und bei der Ausbildung des Endospermhaustoriums von *Arum* vor (JACOBSEN-PALEY 1920, zitiert nach GEITLER 1953). Auch die Schuppenbildung auf den Flügeln der Schmetterlinge wird durch ein Zusammenspiel von Endomitose und Mitose gesteuert, das nach dem Kompensationsprinzip erfolgt (HENKE 1947, zitiert nach GEITLER 1953). Es wäre denkbar, daß auch das normale Endosperm die Potenz zur endomitotischen Polyploidisierung besitzt; denn bei einer Reihe von Objekten können sich die Endospermkerne endomitotisch vergrößern. Dazu gehören bei den Gramineen Weizen (YANG 1962) und Mais (DUNCAN und ROSS 1950, PUNNETT 1953), sowie die Gattungen *Ranunculus* (SCHÜRHOFF 1915), *Echinocystis* (SCOTT 1944), *Pedicularis* (STEFFEN 1955 und 1956), *Allium* (GEITLER 1955, KATO 1957), *Cucumis* und *Phlomis* (ENZENBERG 1961) sowie *Oenothera* (WANGENHEIM 1962).

IV. Die genetischen Ursachen der Entwicklungsstörungen

Die nächstliegende Erklärung für die Degeneration der Bastardsamen, in erster Linie für das Zusammenbrechen der Entwicklung des Hybridendosperms, ist die gegenseitige Unverträglichkeit der Elterngenome; THOMPSON und JOHNSTON (1945) nehmen infolgedessen Störungen des DNS-Metabolismus im Endosperm an. Diese Hypothese ist recht wahrscheinlich, weil die Verschiebung von der Mitose zur Endomitose hin durchaus mit dem Nukleinsäurehaushalt zusammenhängen kann. KOSTOFF (1930) diskutierte das Mißlingen von Art- und Gattungskreuzungen zwischen *Nicotiana-* und *Petunia*-Arten unter dem Gesichtspunkt der Antigen-Antikörper-Reaktionen zwischen den Hybriden (bzw. Bastardendosperm) und dem mütterlichen Gewebe. Je weiter die Kreuzungspartner systematisch voneinander entfernt stehen, um so heftiger soll nach seiner Meinung die Abwehrreaktion des mütterlichen Gewebes und danach um so krasser die Samendegeneration erfolgen. BRINK, COOPER und AUSHERMAN (1944), WAGENAAR (1959) sowie MORRISON, HANNAH, LOISELLE und SYMKO (1959) ist es jedoch gelungen, nach Anwendung der Embryokulturmethode lebensfähige Hybriden aufzuziehen. Somit ist bewiesen, daß auch die Genome von Gerste und Roggen in einem Organismus harmonisch zusammenwirken können. Man darf jedoch die an Embryonen und Hybriden gewonnenen Erkenntnisse nicht einfach auf das primäre Bastardendosperm übertragen; darauf weisen auch Ergebnisse aus Weizen × Roggenkreuzungen hin. Hexaploide *Triticale* mit den Genomen AABBRR z. B. sind voll lebensfähig, dagegen ist das gleichartig zusammengesetzte Hybridendosperm, das nach der Kreuzung von *Triticum carthlicum* mit tetraploidem Roggen entsteht, nicht funktionstüchtig. Für die normale Entwicklung des Endosperms müssen also spezifische Bedingungen vorliegen, die sich von denen unterscheiden, die die Embryoentwicklung ermöglichen. So spielt offenbar das quantitative Verhältnis der

Elterngenome zueinander eine Rolle. Dies geht aus Untersuchungen Müntzings (1930 und 1933) und Watkins' (1932) hervor, die die Beziehungen zwischen den Chromosomenzahlen des Hybriden, des Bastardendosperms und des mütterlichen Gewebes für die Samendegeneration verantwortlich machen, jedenfalls soweit es sich um Kreuzungen verschiedenchromosomiger Eltern handelt. Die beobachtete Abhängigkeit der Endospermqualität von den Chromosomenzahlverhältnissen zwischen den drei erwähnten Geweben (z.B. 2 : 3 : 2) ist jedoch keine allgemein auftretende Erscheinung, da Wangenheim (1961) an *Solanum*-Artkreuzungen nachweisen konnte, daß eine stärkere Änderung der Proportion der Chromosomenzahlen zwischen dem mütterlichen Gewebe und dem Endosperm (2 : 6 statt 2 : 3) keine verschlechterte Endospermausbildung zur Folge hat. Nicht die gestörten Gewebebeziehungen, sondern veränderte Plasmon-Genom-Relationen sollen die Fehlentwicklungen in den Bastardsamen verursachen (Wangenheim 1957 und 1961). Darüber hinaus erfolgt in reziproken Kreuzungen zwischen diploider und autotetraploider *Oenothera hookeri* die Ausbildung des Endosperms sehr unterschiedlich: in 2x × 4x verzögert sich die Bildung der Zellwände gegenüber der normalen Endospermentwicklung um fünf bis sieben Tage, während sie in 4x × 2x drei bis sechs Tage zu früh eintritt. In beiden Kreuzungsrichtungen entstehen triploide Endosperme, die sich nur durch die Menge des im Embryosack vorhandenen Plasmas unterscheiden (*Oenothera*-Typ der Embryosackentwicklung). Somit müssen auch hier veränderte Plasmon-Genom-Beziehungen die verschiedenartige Entwicklung der Endosperme verursachen (Wangenheim 1962).

Außer den bisher genannten möglichen Ursachen für das Absterben der Bastardsamen greifen aber auch „Kreuzbarkeitsgene" in die Ausbildung der Samen ein; derartige Faktoren wurden von Lein in Weizen × Roggenkreuzungen nachgewiesen. Beim chinesischen Sommerweizen sind zwei Gene für die Überwindung der Isolationsbarriere zwischen *Triticum aestivum* und *Secale cereale* verantwortlich (Lein 1943a und 1943b) und für *Lolium* × *Festuca*-Kreuzungen fand Reusch (1959a), daß in bestimmten Gegenden Großbritanniens Genotypen mit einer besseren Kreuzungsverträglichkeit vorkommen. Derartige Kreuzbarkeitsfaktoren entstehen offenbar auch von neuem als Folge weniger Mutationsschritte, wenn für die Bestäubungen bestrahlter Pollen verwendet wird: So traten in Kreuzungen zwischen *Lolium* und *Festuca* keimfähige Samen auf (Reusch 1960) sowie besser mit Endosperm gefüllte Karyopsen in Kreuzungen zwischen niedrig- und hochchromosomigen Arten von *Avena* und *Triticum* (Nishiyama und Iizuka 1952). Über die physiologische Wirkung dieser Faktoren ist im einzelnen nichts bekannt.

V. Möglichkeiten zur Überwindung der Kreuzungsbarriere

Die Degeneration der Bastardsamen wird im wesentlichen durch die Fehlentwicklung des Endosperms ausgelöst, bei der Endomitosen und gehemmte Mitosen auftreten. Stets ist die Bildung der Teilungsspindeln gestört. Es ist unbekannt, ob das primäre Ereignis in den Spindelstörungen zu suchen ist oder in der Umstimmung von der Mitose zur Endomitose. Andererseits wissen wir,

daß bestimmte qualitative Vorbedingungen erfüllt sein müssen, um eine normale Endospermausbildung einzuleiten. Als eine dieser Voraussetzungen werden geeignete Plasmon-Genom-Relationen angesehen (WANGENHEIM 1957, 1961, 1962), als eine andere die Anwesenheit günstiger Kreuzbarkeitsgene. Es ist denkbar, daß unter normalen Bedingungen morphogenetische Substanzen gebildet werden, die die Entwicklung des Endosperms steuern und dabei zunächst als teilungsaktive Substanzen wirken. Nach der Bestäubung mit artfremden Pollen werden diese Stoffe nicht wirksam, sei es, daß sie gar nicht erst entstehen können, daß sie in zu geringer Konzentration vorliegen oder daß sie inaktiviert werden. Es kommt dann zur endomitotischen Polyploidisierung und zu Teilungshemmungen, die keine oder nur eine unvollständige Spindelfunktion erkennen lassen; das Endospermplasma vermehrt sich nur wenig und das Zellulärwerden des Bastardendosperms ist blockiert.

Welche Möglichkeiten bestehen nun, um in dieses Geschehen einzugreifen? Da der Embryo vom Endosperm mit ernährt wird, sollte zuerst versucht werden, die Ausbildung des Endosperms zu normalisieren. In einem gewissen Umfang kann dessen Fehlentwicklung durch zusätzliche Nährstoffgaben umgestimmt werden. Hierbei sind anorganische Salze, insbesondere aber organische Wirkstoffe die wirksamen Komponenten. Man sollte deshalb systematisch nach Stoffen suchen, die das Zellulärwerden des Endosperms fördern. Aber auch die endogenen Faktoren lassen sich bis zu einem gewissen Grad beeinflussen. Da bei den Gramineen eine starke Variabilität im Grad der Isolation vorliegt — sie reicht von wenigen keimfähigen Bastardsamen bis zu völliger Nichtkreuzbarkeit — sollte es möglich sein, bei bestimmten Kreuzungen auch innerhalb der Elternarten Formen auszulesen, deren genetische Strukturen dann im Bastardendosperm miteinander harmonieren. Zugleich könnte dabei auch nach Typen gesucht werden, die nach der artfremden Bestäubung größere und weiter entwickelte Embryonen ausbilden. Daneben sollte aber auch versucht werden, durch Mutationsauslösung eine Verträglichkeit der Genome zu erreichen. Schließlich sollte man nicht versäumen, die Mutterpflanzen unter optimalen Kulturbedingungen heranzuziehen und auch während der Samenausbildung die Temperaturen und die Nährstoffversorgung so günstig wie möglich zu halten. In der Regel wird jedes dieser Mittel nur eine geringfügige Verbesserung herbeiführen, obwohl es nicht ausgeschlossen ist, daß vielleicht auch einmal direkt ein keimfähiger Bastardsame erhalten wird. Gelänge es, eine Reihe kleiner Verbesserungen derart zu summieren, daß der Embryo sich auf der Mutterpflanze weiter entwickelt und etwa eine Länge von 500 μ erreicht, dann müßte es möglich sein, ihn in einer Embryokultur aufzuziehen; damit wäre dann schon ein Erfolg erzielt.

Zusammenfassung

1. Die frühe Samenentwicklung der Gerste wurde nach der Kreuzung mit Roggen und nach Selbstung histologisch untersucht.

2. Die Bastardkaryopsen entwickeln sich nur zögernd, und in ihnen kollabieren die Samenanlagen etwa sechs bis neun Tage nach der Bestäubung.

3. Im Bastardendosperm treten neben etwa normal großen auch vergrößerte Kerne auf. Der Anteil dieser vergrößerten Endospermkerne beträgt 39,4% in den unbehandelten Kontrollen, dagegen nur 11,6% in den mit einer Nährlösung behandelten Karyopsen. Das Bastardendosperm wird nicht zellulär. Die Struktur der Riesenkerne im Bastardendosperm wird beschrieben: Neben Endomitosen laufen in diesen Kernen auch mehr oder weniger gehemmte Kernteilungen ab. Auch die normal großen Bastardendospermkerne teilen sich nicht regelmäßig, und es wurden bei ihnen nachhinkende Chromosomen und Anaphasebrücken beobachtet. Stets ist die Spindelbildung hochgradig gestört.

4. Die Proembryonen entwickeln sich nach Gerste × Roggenkreuzungen normal, jedoch etwas langsamer. Sie werden 150 bis 160 μ lang. In keinem Fall erreichten die Bastardproembryonen vor ihrem Degenerieren das Stadium der Organdifferenzierung.

5. Nach der Kreuzung von Gerste mit Roggen beginnen die Antipodenzellen etwas später zu degenerieren und ihre Auflösung dauert länger an als nach Selbstung von Gerstenblüten. Die Antipodenkerne werden hochgradig polyploid. In ihnen lassen sich die verschiedensten Stadien und Erscheinungsformen der Endomitose nachweisen.

6. 1961 waren in den 2x Gerste × 2x Roggenkreuzungen 57% der Blüten befruchtet worden und in den 4x Gerste × 4x Roggenkreuzungen 38% (1960 = 58% bzw. 40%).

7. Nach der Kreuzung von *Triticum carthlicum* mit 4x *Secale cereale* wurden im Bastardendosperm keine Riesenkerne beobachtet. Die Proembryonen wurden bis zu 500 μ lang, und bei ihnen war die Embryodifferenzierung eingeleitet.

8. Das abnorme Verhalten des Bastardendosperms wird auf Unverträglichkeiten zwischen den an der Kreuzung beteiligten Genomen und dem mütterlichen Plasma zurückgeführt.

9. Es werden Wege zur Überwindung der Kreuzungsbarriere diskutiert.

Herrn Professor Dr. W. HOFFMANN danke ich herzlich für seine Anregungen und die stete Förderung, die er mir zuteil werden ließ, Herrn Professor Dr. H. LÜERS für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte. Frau Professor Dr. G. LINNERT möchte ich ganz besonders für wertvolle Ratschläge und ihre fördernde Kritik danken.

Für das Saatgut danke ich Herrn fil. lic. S. ELLERSTRÖM (Svalöf) und für das Weizen-Roggen-Material Herrn Dr. KROLOW. Fräulein BRÖSE bin ich für ihre Hilfe bei der Herstellung der Abbildungen dankbar.

Die Arbeit wurde mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt; ihr sei an dieser Stelle gedankt.

Summary

Histological and cytological investigations on the developmental processes after pollination of barley with rye

1. The early development of the seed of barley was investigated after self-pollination and after crossing with rye.

2. The hybrid caryopses develop slowly and the ovules inside them collapse about six to nine days after pollination.

3. Normal sized and enlarged nuclei occur in the hybrid endosperm. In controls the rate of enlarged nuclei goes up to 39.4 %, but there are only 11.6 % giant nuclei in caryopses treated with a nutrient solution. The structure of giant nuclei is described. In addition to endomitosis inhibited mitosis takes place in hybrid endosperm nuclei. Normal sized nuclei do not divide in a normal manner, laggards and anaphase bridges could be observed. The hybrid endosperm never becomes cellular.

4. After crossing barley × rye, the pro-embryos develop normally, although somewhat more slowly. They become 150 to 160 μ long. In no case did the pro-embryos reach the stage of organ differentiation before they degenerated.

5. After crossing barley with rye the antipodal cells begin to degenerate somewhat later than usual and their degeneration lasts longer than after selfing the barley flowers. The antipodal nuclei become polyploid to a high degree. The most varied forms and stages of endomitosis can be seen in them.

6. In 1961 57 % of the 2x barley × 2x rye flowers were fertilized and 38 % of the 4x barley × 4x rye flowers. (In 1960: 58 % and 40 % respectively).

7. After crossing *Triticum carthlicum* with 4x *Secale cereale*, no giant nuclei were observed in the hybrid endosperm. The pro-embryos grew to 500 μ long and embryo differentiation had commenced in them.

8. The abnormal behaviour of the hybrid endosperm is explained by incompatibility between the genomes entering into the cross and the maternal plasma.

9. Ways of overcoming the barrier to crossing are discussed.

Literaturverzeichnis

Beaudry, J. R., 1951: Seed development following the mating *Elymus virginicus* L. × *Agropyron repens* (L.) Beauv. Genetics **36**, 109—126.

Berger, C. A., and E. R. Witkus, 1946: Polyploid mitosis as a normally occurring factor in the development of *Allium cepa* L. Amer. J. Bot. **33**, 785—787.

Boyes, J. W., and W. P. Thompson, 1937: The development of the endosperm and embryo in reciprocal interspecific crosses in cereals. J. Genet. **34**, 203—227.

Brink, R. A., and D. C. Cooper, 1941: Incomplete seed failure as a result of somatoplastic sterility. Genetics **26**, 487—505.

— —, and — —, 1944: The antipodal in relation to abnormal endosperm behavior in *Hordeum jubatum* × *Secale cereale* hybrid seeds. Genetics **29**, 391—406.

— —, — —, and L. E. Ausherman, 1944: A hybrid between *Hordeum jubatum* and *Secale cereale*. J. Heredity **35**, 66—75.

Carniel, K., 1952: Das Verhalten der Kerne im Tapetum der Angiospermen mit besonderer Berücksichtigung von Endomitosen und sogenannten Endomitosen. Österr. Bot. Z. **99**, 318—362.

Cooper, D. C., and R. A. Brink, 1940: Somatoplastic sterility as a cause of seed failure after interspecific hybridization. Genetics **25**, 593—617.

— —, and — —, 1944: Collapse of the seed following the mating of *Hordeum jubatum* × *Secale cereale*. Genetics **29**, 370—390.

— —, and — —, 1945: Seed collapse following matings between diploid and tetraploid races of *Lycopersicon pimpinellifolium*. Genetics **30**, 376—401.

Derenne, P., 1960: La transplantation embryonnaire des céréales: problème génétique ou non? Bull. Inst. agron. Gembloux **28**, 33—38.

Dobzhansky, T., 1939: Die genetischen Grundlagen der Artbildung. pp. 252. Verlag Gustav Fischer, Jena.

DUNCAN, R. E., and J. G. ROSS, 1950: The nucleus in differentiation and development. III. Nuclei of maize endosperm. J. Heredity **41**, 259—268.

ENZENBERG, U., 1961: Beiträge zur Karyologie des Endosperms. Österr. Bot. Z. **108**, 245—285.

GEITLER, L., 1941: Das Wachstum des Zellkerns in tierischen und pflanzlichen Geweben. Erg. Biol. **18**, 1—54.

— —, 1948: Notizen zur endomitotischen Polyploidisierung in Trichocyten und Elaiosomen sowie über Kernstrukturen bei *Gagea lutea*. Chromosoma (Berlin) **3**, 271—281.

GEITLER, L., 1953: Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. Protoplasmatologia, Handb. Protoplasmaforschg., hrsg. von L. V. HEILBRUNN und F. WEBER, Bd. VI, C, 1—89. Springer-Verlag, Wien.

— —, 1955: Riesenkerne im Endosperm von *Allium ursinum*. Österr. Bot. Z. **102**, 460—475.

GENTCHEFF, G., and Å. GUSTAFSSON, 1939: The double chromosome reproduction in *Spinacia* and its causes. I. Normal behaviour. Hereditas (Lund) **25**, 349—358.

GRELL, SISTER MARY, 1946: Cytological studies in *Culex*. I. Somatic reduction divisions. Genetics **31**, 60—76.

HÅKANSSON, A., 1948: Embryology of *Poa alpina* plants with accessory chromosomes. Hereditas (Lund) **34**, 233—247.

— —, 1956: Seed development of *Brassica oleracea* and *B. rapa* after certain reciprocal pollinations. Hereditas (Lund) **42**, 373—395.

HALL, O. L., 1954: Hybridization of wheat and rye after embryo transplantation. Hereditas (Lund) **40**, 453—458.

HASITSCHKA, G., 1956: Bildung von Chromosomenbündeln nach Art der Speicheldrüsenchromosomen, spiralisierte Ruhekernchromosomen und andere Struktureigentümlichkeiten in den endopolyploiden Riesenkernen der Antipoden von *Papaver rhoeas*. Chromosoma (Berlin) **8**, 87—113.

HASITSCHKA-JENSCHKE, G., 1959: Vergleichende karyologische Untersuchungen an Antipoden. Chromosoma (Berlin) **10**, 229—267.

HENKE, K., 1947: Einfache Grundvorgänge in der tierischen Entwicklung I und II. Über Zellteilung, Wachstum und Formbildung in der Organentwicklung der Insekten. Naturwissenschaften **34**, 149—157, 180—186.

HENRIKSSON, A., 1963: Persönliche Mitteilung.

HERTWIG, G., 1935: Die Vielwertigkeit der Speicheldrüsenkerne und -chromosomen bei *Drosophila melanogaster*. Z. Vererbungslehre **70**, 496—501.

HOFFMANN, W., und H. KUCKUCK, 1938: Versuche zur Züchtung spelzenfreier, eiweißreicher und mehltauwiderstandsfähiger Gersten. Z. Pflanzenzüchtg. **22**, 271—302.

HUSKINS, C. L., 1947: The subdivisions of the chromosomes and their multiplication in nondividing tissues: possible interpretations in terms of gene structure and gene action. Amer. Naturalist **81**, 401—434.

JACOBSEN-PALEY, R., 1920: Sur le haustorium et la formation de l'albumen dans l'*Arum maculatum*. Bull. Soc. Bot. Genève **12**, 55.

JARANOWSKI, J., 1962: Fertilization and embryo development in the genus *Lupinus* Tourn. Part II. Fertilization and embryo development following reciprocal species hybridization. Genetica Polonica **3**, 333—368.

JOHANSEN, D. A., 1940: Plant microtechnique. pp. 523. McGraw-Hill Book Comp., Inc., New York and London.

— —, 1950: Plant embryology. pp. 305. Chron. Bot. Comp. Waltham, Mass., USA.

KARPECHENKO, G. D., 1928: Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. Z. ind. Abst.- und Vererbungsl. **48**, 1—85.

KATO, Y., 1957: On the endosperm nucleus of *Allium*. J. Heredity **48**, 7—10.

KIHARA, H., and F. A. LILIENFELD, 1948: A new synthesized 6x-wheat. Hereditas (Lund) Suppl. Vol., 307—319 (Proc. 8. Intern. Congr. Genet., Stockholm).

— —, and I. NISHIYAMA, 1932: The genetics and cytology of certain cereals. III. Different compatibility in reciprocal crosses of *Avena*, with special reference to tetraploid hybrids. Jap. J. Bot. **6**, 245—305.

KNOTT, D. R., 1963: The inheritance of stem rust resistance in wheat. Vortrag II. Intern. Wheat Gen. Symp., Lund.

KÖLREUTER, J. G., 1761—1766: Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Gleditschische Handlung, Leipzig, neu

herausgegeben von W. Pfeffer in Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften Nr. 41, Verlag Wilhelm Engelmann, Leipzig (1893).

Kostoff, D., 1930: Ontogeny, genetics and cytology of *Nicotiana* hybrids. Genetica **12**, 33—139.

Krolow, K.-D., 1964: Kreuzungen zwischen tetraploiden Weizen der Emmerreihe und 4n- bzw. 2n-Roggen in Verbindung mit Embryotransplantationen. Z. Pflanzenzüchtg. **51**, 89—114.

Larter, E. N., and H. Enns, 1960: The influence of gibberellic acid on the development of hybrid barley ovules in vivo.Canad. J. Genet. Cytol. **2**, 435—441.

Lein, A., 1943a: Die genetische Grundlage der Kreuzbarkeit zwischen Weizen und Roggen. Z. Vererbungslehre **81**, 28—61.

— —, 1943b: Die Wirksamkeit von Kreuzbarkeitsgenen des Weizens in Kreuzungen von Roggen mit Weizen. Züchter **15**, 1—3.

Levan, A., 1939: Cytological phenomena connected with the root swelling caused by growth substances. Hereditas (Lund) **25**, 87—96.

Lötscher, K., 1905: Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. Flora **94**, 213—262.

McFadden, E. S., 1930: A successful transfer of emmer characters to *vulgare* wheat. J. Amer. Soc. Agron. **22**, 1020—1034.

Mechelke, F., 1952: Die Entstehung der polyploiden Zellkerne des Antherentapetums bei *Antirrhinum majus* L. Chromosoma (Berlin) **5**, 246—295.

Merry, J., 1941: Studies on the embryo of *Hordeum sativum*. I. The development of the embryo. Bull. Torrey Bot. Club **68**, 585—598.

Morrison, J. W., 1955: Fertilization and postfertilization development in wheat. Canad. J. Bot. **33**, 168—176.

— —, A. E. Hannah, R. Loiselle, and S. Symko, 1959: Cytogenetic studies in the genus *Hordeum*. II. Interspecific and intergeneric crosses. Canad. J. Plant Sci. **39**, 375—383.

Mudra, A., 1958: Statistische Methoden für landwirtschaftliche Versuche. pp. 336. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.

Müntzing, A., 1930: Über Chromosomenvermehrung in *Galeopsis*-Kreuzungen und ihre phylogenetische Bedeutung. Hereditas (Lund) **14**, 153—172.

— —, 1933: Hybrid incompatibility and the origin of polyploidy. Hereditas (Lund) **18**, 33—55.

Nishiyama, I., and M. Iizuka, 1952: Successful hybridization by means of X-rayed pollen in otherwise incompatible crosses. Bull. Res. Inst. Food Sci. Kyoto Univ. No. 8.

Nörner, C., 1881: Beitrag zur Embryoentwicklung der Gramineen. Flora **64**, 241—251, 257—266, 273—284.

Osterwalder, A., 1898: Beiträge zur Embryologie von *Aconitum Napellus* L. Flora **85**, 254—292.

Painter, Th. S., and E. C. Reindorp, 1939: Endomitosis in the nurse cells of the ovary of *Drosophila melanogaster*. Chromosoma (Berlin) **1**, 276—283.

Pissarev, V. E., and N. M. Vinogradova, 1944: Hybrids between wheat and *Elymus*. Compt. Rend. (Doklady) Acad. Sci. USSR **45**, 129—132.

Pope, M. N., 1943: The temperature factor in fertilization and growth of the barley ovule. J. Agric. Res. **66**, 389—402.

Punnett, H. H., 1953: Cytological evidence of hexaploid cells in maize endosperm. J. Heredity **44**, 257—259.

Quincke, F. L., 1940: Interspecific and intergeneric crosses with *Hordeum*. Canad. J. Res. C **18**, 372—373.

Randolph, L. F., 1936: Developmental morphology in the caryopsis of maize. J. Agric. Res. **53**, 881—916.

Rappaport, J., 1954: In vitro culture of plant embryos and factors controlling their growth. Bot. Rev. **20**, 201—225.

— —, S. Satina, and A. F. Blakeslee, 1950: Extracts of ovular tumors and their inhibition of embryo growth in *Datura*. Amer. J. Bot. **37**, 586—595.

Reusch, J. D. H., 1956: Effect of gamma irradiation on the affinities of *Lolium perenne* and *Festuca pratensis*. Heredity **10**, 127.

Reusch, J. D. H., 1959a: The nature of the genetic differentiation between *Lolium perenne* and *Festuca pratensis*. S. Afric. J. Agric. Sci. **2**, 271—283.

— —, 1959b: Embryological studies on seed development in reciprocal crosses between *Lolium perenne* and *Festuca pratensis*. S. Afric. J. Agric. Sci. **2**, 429—449.

— —, 1959c: Note on the nature of the effect of the environment on seed-viability in interspecific hybrids. S. Afric. J. Agric. Sci. **2**, 573—574.

— —, 1960: The effects of gamma-radiation on crosses between *Lolium perenne* and *Festuca pratensis*. Heredity **14**, 51—60.

Rijven, A. H. G. C., 1952: In vitro studies on the embryo of *Capsella bursa-pastoris*. Acta Bot. Neerl. **1**, 157—200.

Rommel, M., 1960: The effect of embryo transplantation on seed set in some wheat-rye crosses. Canad. J. Plant Sci. **40**, 388—395.

Rudorf, W., und F. Wienhues, 1951: Die Züchtung mehltauresistenter Gersten mit Hilfe einer resistenten Wildform (*Hordeum spontaneum nigrum* H 204). Z. Pflanzenzüchtg. **30**, 445—463.

Schnarf, K., 1931: Vergleichende Embryologie der Angiospermen. pp. 354. Verlag Gebr. Borntraeger, Berlin.

Schürhoff, P. N., 1915: Amitosen von Riesenkernen im Endosperm von *Ranunculus acer*. Jb. wiss. Bot. **55**, 499—519.

Scott, F. M., 1944: Cytology and microchemistry of nuclei in developing seed of *Echinocystis macrocarpa*. Bot. Gaz. **105**, 329—338.

Shadowsky, A. E., 1926: Der antipodiale Apparat bei Gramineen. Flora **120**, 344—370.

Souèges, R., 1924: Embryogénie des Graminées: Développement de l'embryon chez le *Poa annua* L. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris **178**, 860—862.

Steffen, K., 1955: 3. Entwicklungsgeschichte und Fortpflanzung. Fortschr. Bot. **17**, 51—106. Springer-Verlag, Berlin—Göttingen—Heidelberg.

— —, 1956: Endomitosen im Endosperm von *Pedicularis palustris* L. Planta (Berlin) **47**, 625—652.

Stubbe, H., 1963: Genetik; Grundlagen, Ergebnisse und Probleme in Einzeldarstellungen, Beitrag 1: Kurze Geschichte der Genetik bis zur Wiederentdeckung der Vererbungsregeln Gregor Mendels. pp. 232. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

Thompson, W. P., and D. Johnston, 1945: The cause of incompatibility between barley and rye. Canad. J. Res. C **23**, 1—15.

Tschermak-Woess, E., 1956: Notizen über die Riesenkerne und „Riesenchromosomen" in den Antipoden von *Aconitum*. Chromosoma (Berlin) **8**, 114—134.

— —, 1957: Über Kernstrukturen in den endopolyploiden Antipoden von *Clivia miniata*. Chromosoma (Berlin) **8**, 637—649.

U, N., 1934: Genome-analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. Jap. J. Bot. **7**, 389—452.

Wagenaar, E. B., 1959: Intergeneric hybrids between *Hordeum jubatum* L. and *Secale cereale* L. J. Heredity **50**, 195—202.

Wangenheim, K.-H. von, 1957: Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Chromosomenzahl und Kreuzbarkeit bei *Solanum*-Arten. Z. Vererbungslehre **88**, 21—37.

— —, 1961: Zur Ursache der Abortion von Samenanlagen in Diploid-Polyploid-Kreuzungen. I. Die Chromosomenzahlen von mütterlichem Gewebe, Endosperm und Embryo. Z. Pflanzenzüchtg. **46**, 13—19.

— —, 1962: Zur Ursache der Abortion von Samenanlagen in Diploid-Polyploid-Kreuzungen. II. Unterschiedliche Differenzierung von Endospermen mit gleichem Genom. Z. Vererbungslehre **93**, 319—334.

Watkins, A. E., 1932: Hybrid sterility and incompatibility. J. Genet. **25**, 125—162.

Westermaier, M., 1890: Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. Nova Acta Kais. Leop.-Carol. Dtsch. Akad. Naturforscher **57**, 1—39.

Wienhues, A., 1963: Transfer of resistance from *Agropyron* to wheat by addition, substitution and translocation. Vortrag II. Intern. Wheat Genet. Symp., Lund.

Yang, M.-H., 1962: Studies on the multiplication of the free nuclei of wheat endosperm (chinesisch). Chi-wu-hsueh Pao (J. Bot.)/ Acta bot. sin. **10**, 7—14.

Lebenslauf

Am 8. Januar 1928 wurde ich als Sohn des Kaufmanns Willy Odenbach und seiner Ehefrau Theresia, geb. Duxa, in Berlin-Charlottenburg geboren.

Nach vierjährigem Besuch der Grundschule kam ich 1938 in die Sexta der Rheingau-Oberschule in Berlin-Friedenau. Seit 1939 besuchte ich die Oberschule in Eichwalde, Kreis Teltow. Im Januar 1944 wurde ich als Marinehelfer eingezogen und kehrte im August 1945 aus amerikanischer Kriegsgefangenschaft nach Hettstedt im Südharz zurück. Dorthin war meine Familie am Anfang des Jahres 1945 gezogen. Vom Oktober 1945 an besuchte ich das Stephaneum in Aschersleben und legte im August 1946 die Reifeprüfung ab.

Anschließend war ich als landwirtschaftlicher Lehrling in zwei kleineren Betrieben im Südharz tätig und bestand im Herbst 1948 die Gehilfenprüfung. Von 1949 bis 1952 war ich als landwirtschaftlicher Berufsschullehrer in den Kreisen Bernburg und Eisleben angestellt. Während dieser Zeit war ich ein halbes Jahr zum Bergbau bei der Wismut A. G. verpflichtet worden. Im Sommer 1951 bestand ich die erste Lehrerprüfung für den landwirtschaftlichen Berufsschullehrerdienst.

Von 1952 bis 1956 studierte ich an der Freien Universität Berlin Biologie mit dem Hauptfach Botanik. Von 1956 bis 1958 war ich als Saatzuchtassistent beim Schwedischen Saatzuchtverein in Svalöf beschäftigt. Nach meiner Rückkehr bestand ich 1959 in Berlin die Erste (Wissenschaftliche) Staatsprüfung in den Fächern Philosophie, Biologie und Chemie. Seit April 1959 arbeite ich im Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung der Technischen Universität Berlin unter der Leitung von Herrn Professor Dr. Walther Hoffmann an meiner Dissertation.

Seit dem 16. Mai 1959 bin ich mit Anna Odenbach, geb. Leichsenring, verheiratet.